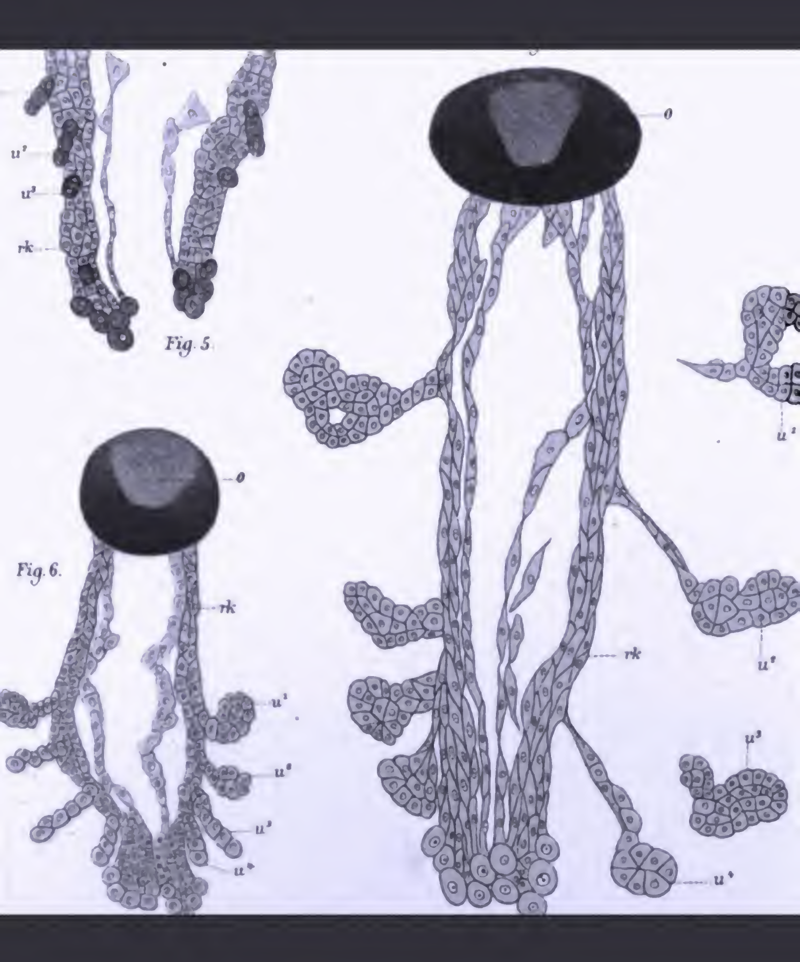


Arbeiten...

Zoologisch-Zootomischen Institut (Würzburg)





ARBEITEN

AUS DEM

ZOOLOGISCH-ZOOTOMISCHEN INSTITUT

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CARL SEMPER.

SIEBENTER BAND.

MIT ACHTZEHN TAFELN ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.

C. W. KREIDEL'S VERLAG.

1885.

Inhalt.

Beiträge

zur

Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Trematoden.

Von

JOACHIM BIEHRINGER.

Mit Tafel I.

Einleitende Bemerkungen.

Die vorliegenden Beobachtungen beziehen sich auf die Ammengeneration der digenen Trematoden und hier wieder vorzugsweise auf die unter dem Namen der Sporocysten bekannte niedriger organisirte Form derselben. Das ihr äquivalente Entwicklungsstadium der Redien hat ja neuerdings in den Arbeiten von Leuckart[1]) und A. P. Thomas[2]) über die Entwicklungsgeschichte des Leberegels eine eingehende Berücksichtigung erfahren.

Untersucht wurde einesteils der gewebliche Bau der Sporocysten, sowie andernteils die Art und Weise, wie die Keimkörper, aus denen die nächste Generation hervorgeht, in ihnen entstehen. Letztere Frage besonders ist gerade in der allerjüngsten Zeit durch die obenerwähnten Arbeiten von Leuckart und Thomas wieder in den Vordergrund der wissenschaftlichen Diskussion getreten. Doch

[1]) Archiv für Naturgeschichte. 48. Jahrgang 1882. 1. Bd. S. 80—119, Taf. VIII. Zoologischer Anzeiger No. 99, Jahrg. 1881, und No. 122, Jahrg. 1882.

[2]) The quaterly journal of microscopical science. Januarheft 1883. S. 99—123. Taf. II. u. III.

war es mir leider nicht möglich, die gerade im Hauptpunkte abweichende Darstellung beider zu verbinden und so die Sache zu einem gewissen Entscheid zu bringen, wie ich es wünschte. Dazu hätte ich einer Untersuchung über die Umbildung der ersten Larvenform[3]) in die Amme bedurft, welche ich nicht anstellen konnte, weil ich nicht das nötige Material zur Verfügung hatte. Untersucht wurden die Keimschläuche folgender Cercarien:

1. Cercaria armata v. Siebold. Die Ammen dieser Form können die Keimdrüse, Leber, auch Niere unserer grossen Teichhornschnecken in so grosser Zahl erfüllen, dass die hinteren Windungen zumal der grossen Tiere nur aus einem Haufen wirr durcheinander liegender Säcke bestehen.[4]) Ob die Lebensthätigkeit der Schnecken durch diese massenhafte Anhäufung von Sporocysten, welche auf diese Weise ganze Organe verdrängen, irgendwie leidet, ist wol anzunehmen, obgleich derartig inficirte Limnaeen sich äusserlich in nichts von gesunden Exemplaren unterscheiden.

Wahrscheinlich gehört hierher auch eine Anzahl von Ammen, welche ich einmal einzeln verstreut in der Leibeshöhle eines Limnaeus stagnalis vom Schwemmsee aus der hiesigen Umgebung fand. Sie enthielten nur Keimkörper, keine ausgebildeten Cercarien.

2. Cercaria macrocerca de Filippi. Die Sporocysten derselben hingen stets in grösseren Haufen an den Kiemen von Cyclas Sandbergeri Cless., einer im Schwemmsee vorkommenden Varietät von Cyclas cornea L.

Ob jüngere Sporocysten, welche sich an der gleichen Stelle fanden, ebenfalls hierher zu stellen sind, kann ich nicht sagen, da dieselben ebenfalls nur Keimkörper enthielten. Vielleicht sind einige

[3]) Ich bezeichne sowol das aus dem Ei schlüpfende Wesen, wie die Cercarie als Larvenform, da beide das Hauptmerkmal der Larven besitzen: besondere Organe, welche bei der Umwandelung der Larve ins ausgebildete Tier verloren gehen, d. h. Larvenorgane. Ob letzteres auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege neue Organismen erzeugt, ist dabei gleichgiltig. Treten zwei derartige Formen im Laufe der Entwicklung einer Art auf, wie in unserm Falle, so kann man ja beide als erste und zweite Larvenform im Entwicklungscyclus unterscheiden. Die Bezeichnung der ersteren als eines „freischwimmenden Embryo" enthält einen inneren Widerspruch. „Embryo" ist ein Tier nur solange, als es sich innerhalb der Eischale oder des mütterlichen Organismus befindet.

[4]) Falls die Schale nicht allzudunkel gefärbt ist, erhalten dann diese Windungen durch die gelben durchschimmernden Sporocysten einen helleren Farbenton.

Eigentümlichkeiten in der Organisation, die sie von den alten Sporocysten der Cercaria macrocerca trennen, nur als Altersunterschiede aufzufassen.

3. Cercaria micrura de Filippi aus Bithynia tentaculata (= Paludina impura Lamarck) von einem durch die Mainkorrektion entstandenen Wasserloche bei Randersacker unfern Würzburg. Die sehr lebhaft beweglichen Sporocysten, die Cercarien mit den kurzen stummelförmigen Schwänzen entsprechen genau der von Filippi gegebenen Abbildung und Beschreibung.[5])

4. Bucephalus polymorphus aus Anodonta mutabilis vom gleichen Fundorte. Die Fäden desselben sind im unversehrten Zustande röhrenförmig und nehmen erst beim Herauspräpariren, wahrscheinlich in Folge der dabei unvermeidlichen Zerrungen, die perlschnurartige Form an, welche K. E. von Bär ihnen zuschreibt.

5. Cercaria acerca n. sp. Diese schwanzlose Cercarie mit Mundstachel fand sich in langen, röhrenförmigen, unverästelten Schläuchen, welche die verschiedenen Organe eines Onchidium Carpenteri Stearns. von der Westküste Kaliforniens durchsetzten.

6. Aehnliche Cercarienschläuche aus Onchidium spec. von Singapore.

Die Beobachtungen wurden zu einem Teil an frischen Objekten angestellt. Als sehr gute und brauchbare Untersuchungsflüssigkeit ergab sich dabei die Blutflüssigkeit der Schnecken selbst. Einzelne Punkte, insbesondere die Entstehung der accessorischen Membran der Sporocysten können überhaupt nur auf diese Weise ans Licht gestellt werden. Zur Conservirung ward anfangs heisses Wasser benutzt, das sich jedoch als zu unsicher in seinen Wirkungen erwies, dann die gewöhnlichen Reagentien: Chromsäurelösung allein oder in Verbindung mit Essigsäure, Ueberosmiumsäure, Quecksilberchlorid und Pikrinschwefelsäure. Die Anfertigung von Schnitten und Schnittserien geschah in der auf dem hiesigen Institute üblichen und schon mehrmals in diesen Blättern beschriebenen Weise, z. T. auch nach der von W. Giesbrecht angegebenen Methode.

Die Zeichnungen sind möglichst genau nach den Schnitten angefertigt und darum manchmal vielleicht nicht so klar und deutlich,

[5]) Troisième mémoire pour servir à l'histoire génétique des Trématodes in: Memorie della reale Accademia di Torino. 2. Serie. 18. Bd. 1859. S. 203—204. Taf. I, Fig. 5—6.

als es die Abbildungen mikroskopischer Objekte meistens sind. Wenn auch jede Abbildung mehr oder minder die subjektive Auffassung, welche der Beobachter aus seinen Untersuchungen gewonnen hat, vertritt und vertreten soll, so zog ich es doch vor in Hinblick darauf, dass ich einzelne Abschnitte, wie die Struktur des innern Epithels bei gewissen Ammen, die Keimbildung, durchaus nicht für abgeschlossen halte, lieber Abbildungen zu geben, welche dem Sachverhalt möglichst entsprachen, als dieselben nach vorgefassten Meinungen willkürlich zu deuten. Ich hoffe dadurch einem späteren Forscher einen grösseren Dienst zu leisten als durch anscheinend klare, aber auf Kosten der Thatsachen schematisirte Zeichnungen.

A. Zum Bau der Sporocysten.

1. Epidermis. Die äusserste Lage der Sporocysten wird nach den bisherigen Beobachtungen von einer dünnen strukturlosen und homogenen Haut gebildet. Sie wurde lange Zeit als eine echte Cuticula, d. h. als ein Ausscheidungsprodukt des Tieres betrachtet, wiewol eine sie erzeugende Matrix vollständig fehlt. Man stellte sie darum auch mit der Basimentmembran der Planarien und anderer Plattwürmer zusammen, der strukturlosen Grenzschicht, welche die bindegewebige Grundsubstanz des Körpers von der Epidermislage trennt.

Allein bei genauerer Untersuchung zumal jüngerer Sporocysten wird man in dieser „Cuticula“ sparsam eingelagerte längliche Kerne bemerken, welche ein körniges Ansehen haben, oft auch ein Kernkörperchen besitzen. Ursprünglich wol rund, platten sie sich allmählich ab, werden linsenförmig und liegen in schwachen Erweiterungen der äusseren Membran (Fig. 1—3, 14). Sie sind sowol am lebenden Tiere zu sehen, wie auf Schnitten durch conservirte Tiere und fallen hier besonders durch die intensive Färbung auf, die sie nach Behandlung mit Färbemitteln erhalten. Dass sie bei der später noch genauer zu beschreibenden allgemeinen Gewebedegeneration ebenfalls zurückgebildet werden, ist klar. Sie verlieren ihre Gestalt und werden körnig, sind aber auch bei alten Sporocysten häufig noch durch ihre starke Reaktionsfähigkeit auf Farbstoffe nachzuweisen.

Die Entstehung dieser Haut konnte ich leider nicht verfolgen. Statt dessen schiebe ich hier die Bildung der „Cuticula“ bei den Cercarien ein, deren erste Entwicklung ja nach dem einstimmigen Zeugnisse aller Beobachter derjenigen der Ammen vollständig gleicht und erst im weitern Verlaufe sich anders gestaltet.[6])

Auch die „Cuticula“ der Cercarien ist keine echte Cuticula, auch sie enthält wie die „Cuticula“ der Sporocysten Kerne in grösserer oder geringerer Zahl und in verschiedenem Abstande von einander (Fig. 4). Dieselben degeneriren bei der weiteren Entwicklung der Cercarien ebenfalls, sind aber noch in ziemlich späten Stadien auch an frischen Exemplaren als kleine Körperchen nachzuweisen, welche in geringen Erweiterungen der Membran liegen.

Die „Cuticula“ tritt schon in einem sehr frühen Stadium auf, in welchem die Keimkörper noch aus wenig Zellen bestehen, und bildet um diese eine glashelle, doppelt contourirte Haut, welche in Erweiterungen einen oder mehrere Kerne enthält. Diese Kerne gleichen in Grösse und Aussehen vollständig den Kernen der inneren Zellen; nur die Form ist eine etwas andere: sie sind zu Ellipsen geworden, deren grosse Axe in der Tangente des Keimkörpers liegt (Fig. 5—8). Dass die äussere Membran der Hülle über sie hinwegzieht, erkennt man sehr leicht an Präparaten, welche einige Zeit in der Untersuchungsflüssigkeit, Wasser, Kochsalzlösung etc. gelegen haben. Dieselbe diffundirt in den Raum zwischen die innere und äussere Lamelle der Hülle hinein und hebt die äussere Lamelle an den Stellen, wo die Kerne liegen, halbkugelförmig ab, so dass sie die Kerne in weitem Bogen (Fig. 7) umgibt. Letztere erscheinen dann rund, haben also wol nur in Folge der Spannung, welche die Membran von der inneren wachsenden und sich teilenden Zellenmasse erleidet, die elliptische Gestalt angenommen.

Die Entstehung dieser Membran lässt sich schwer verfolgen. Sie ist wol als eine Gastrulabildung durch Epibolie aufzufassen, indem eine oder vielleicht auch einzelne äusserlich liegende Zellen des

---

[6]) Ammen und Cercarien können ja auch nebeneinander im selben Keimschlauche auftreten, so Redien und Cercarien in Redien von Cercaria coronata (Filippi, deuxième mémoire etc. Accad. di Torino XVI. 1857, S. 427), von Cercaria echinata und ephemera (v. Siebold in Burdachs Physiologie, 2. Aufl. 2. Bd. S. 190); vom Leberegel nach Thomas (a. a. O. S. 124—126, Taf. III, Fig. 13). Die Beobachtung Siebolds bei Cercaria echinata kann ich bestätigen,

Keimkörpers durch peripheres Wachstum an ihrem freien Rande sich membranartig um die Zellenmasse desselben herumziehen. Eine ähnliche Bildungsweise beschreibt Schauinsland für die „Hüllmembran“ oder „das Ektoblast erster Ordnung“ der Trematodenembryonen, einer während der Entwicklung im Eie auftretenden Umhüllungshaut des Embryo, welche beim Ausschlüpfen in der Eischale zurückbleibt.[7]) Auch die Bildung der embryonalen Hüllen der Taenienembryonen nach der Darstellung Ed. van Benedens ist hierher zu ziehen.[8])

Dass bei dieser Umwachsung eine Vermehrung der Zellen durch Teilung stattfinden muss, gleichwie bei der Bildung jener Hüllmembran nach Schauinsland, geht schon daraus hervor, dass ältere Keime viel mehr Kerne in der Cuticula enthalten, als der Keimkörper überhaupt ursprünglich Zellen besass. In der That kann man auch an einzelnen Keimkörpern Zellteilungen in der Membran beobachten (Fig. 6).

Durch den Nachweis von Kernen in der „Cuticula“ der Trematoden ist für diese eine Entstehung aus Zellen, welche untereinander verschmelzen, in Anspruch zu nehmen. Sie entsteht also nicht durch die Ausscheidung einer unterlagernden Matrix; sie ist aber auch kein Gebilde, welches der Basimentmembran der Planarien zu vergleichen wäre. In beiden Fällen würde eine Epidermis vollständig fehlen, da sie im ersten Falle als Subcuticularschicht, im andern als äusserer Zellenbelag auftreten müsste. Die „Cuticula“ der Trematoden ist vielmehr die Epidermis selbst, sie ist der „Hypodermis“ der übrigen Würmer gleichzusetzen.

Man hat bis jetzt stets das Wimperepithel der Larve dem Ektoderm oder der Epidermis der anderen Tierformen gleichgesetzt, so dass die aus der bewimperten Larve durch Abwerfen des Flimmerkleides entstehende Amme eigentlich gar kein Ektoderm besässe, ähnlich wie dies auch bei den Cestoden[9]) und bei Hydra nach Kleinenbergs Darstellung angenommen wird.

---

[7]) H. Schauinsland, Beitrag zur Kenntniss der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jenaische Zeitschr. für Naturwissenschaft, 16. Bd. S. 481, 490, 502.

[8]) Archive de Biologie, vol. II. 1881, S. 183—210. Hier nach dem zoologischen Jahresbericht für 1881. 1. Abteilung, S. 230.

[9]) Vielleicht entsteht auch hier die Cuticula in der nämlichen Weise wie bei den Trematoden.

Ich möchte diese Wimperhülle eher als ein Larvenorgan fassen gleich dem äusseren Epithel der Echinodermen- und Nemertinenlarven, welches ja auch nach der Ausbildung des definitiven Tieres abgeworfen wird und zu Grunde geht. Dass etwas derartiges auch bei der Entwicklung der Blutegel vorkommt, geht aus den Untersuchungen von R. S. Bergh über Aulastomum und Nephelis hervor.[10]) Ob wir jedoch noch weiter gehen und die bewimperte Larve der Trematoden den Larven der Nemertinen und Stachelhäuter gleichstellen dürfen, aus welchen durch innere Wucherung und Differenzirung das höher organisirte Geschlechtstier entsteht, mag einstweilen dahingestellt bleiben. Dass ein solcher Fall nicht im Bereiche der Unmöglichkeit liegt, lehren uns die Beobachtungen von Siebolds[11]) und P. J. van Benedens[12]) über die erste Larve von Monostomum mutabile. In dieser tritt nämlich, wenn sie ihre Organisation vollständig erlangt hat, eine „Art länglicher Blase" auf, welche grösser und grösser wird und sich allmählich zu einer Redie gestaltet.

2. Muskelschicht. Auf die Epidermis folgt eine bei allen von mir untersuchten Formen sehr dünne Muskelschicht. Die äussere Lage derselben besteht aus ganz schmalen, eng aneinander gelagerten Ringfasern. Sie erscheint auf Längsschnitten, besonders deutlich auf solchen, wo sie etwas tangential getroffen ist, als eine Reihe feiner Punkte oder Strichlein (Fig. 3, Fig. 21—24, 26). Unter ihr liegt eine Längsmuskelschicht, welche jedoch häufig bei weitem nicht so deutlich sichtbar ist, als die Ringfaserlage. Meistens scheinen die Längsmuskeln ebenso schmal und eng aneinander gelagert zu sein wie die Ringmuskeln, sodass die Oberfläche der Sporocyste wie von einem fein quadrirten Netz überzogen ist. Dies ist der Fall bei den meisten Sporocysten, wie bei den Redien der Cercaria echinata und den langgestreckten Keimschläuchen aus den beiden Onchidien. Bei den Sporocysten der Cercaria macrocerca, insbesondere bei den jüngeren Formen, fand ich jedoch einen anderen Bau der Längsmuskelschicht: statt der eng aneinander gelagerten Fasern treten viel breitere, vereinzelter stehende, homogene und strukturlose Fasern auf, welche sich oft durch Querbrücken mit einander

---

[10]) Zoologischer Anzeiger. Jahrg. 1884.

[11]) Archiv für Naturgeschichte, 1835. I. Bd. S. 78—81.

[12]) Mémoire sur les vers intestinaux. Supplément aux Comptes rendus de l'Académie des sciences. 2. Bd. 1861. S. 75 u. 76. Taf. XII. Fig. 7—15.

verbinden, ähnlich wie dies Max Schultze von den Turbellarien angibt. Sie fallen namentlich auf Flachschnitten durch ihre ziemlich dunkle Färbung auf (Fig. 9).[13])

Durch die Contractionen der Längsmuskulatur wird die Epidermis quer gefaltet und zwar je nach dem Bau jener in verschieden hohem Grade. Bei den Formen mit schwach entwickelter Längsmuskelschicht zeigt sie eine feine und sehr regelmässige Querfaltung (vgl. Fig. 25), während sie bei jenen jüngeren Sporocysten aus Cyclas in lauter tiefe Runzeln von bedeutender, dabei aber ziemlich wechselnder Grösse und Form und annähernd parallelem Verlaufe gelegt wird.

Die Entfernung der einzelnen Ring- und Längsmuskelfasern von einander wechselt natürlicherweise je nach den Contractionszuständen. Wenn sich die Ringmuskeln zusammenziehen, werden die Längsmuskeln einander genähert und umgekehrt. Messungen nach dieser Richtung hin haben demnach wenig Wert.

3. Keimepithel. Die innerste Lage des Sporocystenleibes stellt bei weitem den Hauptteil der Wandung dar. Da sie, wie ich später zu zeigen haben werde, die Bildungsstätte der Keimkörper ist, so will ich sie im Unterschiede von dem nachher zu besprechenden äusseren Epithel der Ammen mit obigem Namen bezeichnen. Siebold beschrieb sie zuerst dem äusseren Anscheine nach als eine blasig-körnige Masse,[14]) worin G. R. Wagener kernartige Gebilde und einzeln eingestreute zellenartige Körper fand, von welchen er die Keimkörperbildung ausgehen lässt.[15]) Auch Leuckart erwähnt die geringe Sonderung der Zellen in dieser Schicht, deren Kerne bald dichter gehäuft, bald auch besonders an den dünnen Stellen der Körperwand in grösseren Abständen von einander liegen.[16]) Die neuesten Untersuchungen von Leuckart und Thomas an den Ammen des Leberegels erklären diese Lage für ein echtes Epithel.

---

[13]) Ob auch bei der ersten Form der Längsmuskulatur Verästelung der einzelnen Fasern auftritt, musste ich unentschieden lassen.

[14]) Burdachs Physiologie. 2. Aufl. 2. Bd. S. 188.

[15]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. S. 35, in: Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem. 13. Teil 1857.

[16]) Menschliche Parasiten. 1. Aufl. I. Bd. S. 506.

Nach Leuckart besteht sie bei den Redien desselben aus grossen, unter Umständen blasig aufgetriebenen Kernzellen von feinkörniger Beschaffenheit,[17]) nach Thomas bei den Sporocysten aus runden oder vieleckigen Zellen, welche in ihrer Grösse sehr differiren, stets aber einen grossen Kern enthalten. Das Epithel ist hier an den meisten Orten bloss eine Zelle tief, obgleich anliegende Zellen einander dachziegelförmig überdecken können, stellenweise aber und zwar besonders bei den jüngeren Sporocysten 2—3 Zellen tief.[18])

Nach meinen Beobachtungen ist das Epithel in der Mehrzahl der Fälle einschichtig und besitzt bei den einzelnen Sporocystenarten eine etwas verschiedene Form, indem die Zellen desselben eine cylindrische oder mehr kubische oder endlich eine ziemlich platte Gestalt haben können. In der Mehrzahl der Fälle liessen sich die Zellgrenzen durch die angewandten Reagentien nicht deutlich darstellen; das Ganze erschien eher als eine körnige Masse, worin ziemlich grosse Kerne mit körnigem Inhalte und 1, 2, auch mehr Kernkörperchen lagen. Dass die Kerne an einzelnen Punkten dicht neben, ja selbst über einander liegen, was auf eine local auftretende Mehrschichtigkeit des Epithels hinweist, ist bereits erwähnt worden (vgl. Fig. 12, 20, 21—28).

Von dieser allgemeinen Form weicht jedoch das Keimepithel der älteren Sporocysten von Cercaria macrocerca auffallend ab. Dort besteht dasselbe aus grossen hellen, z. T. gegenseitig sich auskeilenden Zellen in einfacher oder mehrfacher Lage. Dieselben enthalten einen ziemlich grossen Kern mit einem oder mehreren Kernkörperchen, und anscheinend auch Vakuolen. An diese Schicht schliesst sich auf der distalen, d. h. auf der gegen die Muscularis gewandten Seite eine grössere oder geringere Menge von Kernen an, welche kleinen Zellen zuzugehören scheinen. Sie liegen in einer protoplasmatischen Grundmasse, die auf Flachschnitten als ein anastomosirendes Netzwerk erscheint. Stellenweise ziehen sich dieselben auch zwischen die hellen Zellen der inneren Lage hinein.[19]) (Fig. 3, 10).

---

[17]) Archiv für Naturgeschichte. 1882. 1. Bd. S. 106.

[18]) a. a. O. Quaterly journal etc. 1883. S. 116.

[19]) Bei den jungen Sporocysten aus Cyclas war von dieser Struktur nichts zu bemerken. Dieselben enthielten die oben geschilderte körnige Innenschicht mit eingelagerten Kernen.

4. Der Paletot. Bei einer Anzahl von Sporocysten kommt ausser den drei typischen Schichten, der Epidermis, Muskelschicht und dem Keimepithel, noch eine vierte Schicht vor, welche das Tier dicht umhüllt wie ein Paletot. Ihre Herkunft ist bis jetzt noch unbekannt, wenn auch schon Leuckart die Ansicht aussprach, dass sie der Amme ursprünglich nicht zugehöre, sondern den Geweben des Wohntieres.[20])

Dass sie thatsächlich kein ursprünglicher und notwendiger Bestandteil des Ammenkörpers ist, sondern ein fremdes Gebilde, welches sich mit ihm erst secundär verbindet, wird durch verschiedene Gründe gestützt. Sie fehlt einmal vielen Sporocystenformen durchaus und kann selbst bei solchen, bei denen sie in der Regel ausgebildet ist, überhaupt gar nicht oder nur zu einem kleineren oder grösseren Teile vorhanden sein, ohne dass die Lebensfähigkeit der Amme dadurch auch nur im Mindesten beeinträchtigt wird. Dazu kommt, dass ihre anfängliche Dicke an den verschiedenen Teilen des Sporocystenleibes eine sehr wechselnde ist, indem sie an einzelnen Stellen das Doppelte und Dreifache der Höhe erlangen kann, die sie an andern Teilen aufzuweisen vermag, während sie wieder an andern Stellen vollkommen fehlt. Erst später formt sich daraus das einfache einschichtige Epithel, das die Sporocyste rings umzieht.

Sie steht ferner mit den echten Geweben der Sporocyste nur in einem ganz lockeren Zusammenhange, wie dies schon de Filippi und Moulinié angeben. Denn sie lässt sich, zumal bei dem Herauspräpariren der Ammen aus den Geweben des Wirts oder aus den Ammengenisten in ihm, ohne jeden Schaden für das Tier abheben; im letzteren Falle ist es sogar mit Schwierigkeiten verbunden, überhaupt eine Amme mit unverletzter Aussenschicht zu erhalten. Auch kommt es bei Conservirung derselben, namentlich älterer Exemplare, häufig vor, dass die eigentliche Wandung durch die Einwirkung der wasserentziehenden Reagentien zusammenschnurrt, namentlich an den Stellen, welche wenig oder gar keine Keime enthalten; die äusserste Lage hingegen folgt dieser Aenderung nicht, sie behält ihre ursprüngliche Form bei und bildet nun eine verschieden weit abstehende Hülle um die Sporocyste.

---

[20]) Leuckart, Menschliche Parasiten. I. S. 506.

Endlich möchte ich noch die von Filippi[21]) angeführte und auch von mir gemachte Beobachtung anführen, dass der in der Hülle eingeschlossene Keimschlauch eine mehr oder minder tiefe, den Beginn der Teilung anzeigende Einschnürung aufweisen kann, ohne dass sich die äussere Membran daran irgendwie beteiligte.

Die Ansichten über die Entstehung und Bedeutung dieser Lage sind bis auf den heutigen Tag sehr geteilt gewesen. Die ersten Abbildungen derselben geben Steenstrup von einer Amme der Cercaria armata[22]) und dann G. R. Wagener von einer Amme aus Limnaeus stagnalis als einer Schicht, deren Ursprung ihm unbekannt blieb.[23]) Den ersten, freilich verunglückten Erklärungsversuch des Phänomens machte Filippo de Filippi.[24]) Er fand in Bithynia tentaculata (Paludina impura) und Limnaeus pereger Sporocysten eigentümlicher Art, welche einen ähnlichen Bau zeigten, wie ihn kurz vorher Moulinié bei Sporocysten aus Limax cinereus und rufus gefunden hatte.[25]) Dieselben hatten eine cylindrische Hülle mit ziemlich dicken Wänden, welche ein sehr bewegliches „Vorderende“ besass, aber sonst keine weitere Organisation aufwies. Sie umschloss einen besonderen die Cercarien enthaltenden Sack. Diesen erklärte nun Filippi ganz richtig als die eigentliche Sporocyste, die äussere Hülle hingegen als eine Grossamme, Sporocystophore. Er nahm an, dass in diesem Falle der Embryo nach Erzeugung der Amme nicht zu Grunde gehe, sondern mit letzterer fortlebe.

Leuckarts Ansicht habe ich schon oben gegeben. Er vergleicht diese Membran der Bindegewebshülle der Blasenwürmer.

Ich habe auf diesen Punkt die Sporocyste von Cercaria armata geprüft, sowie eine andere Sporocyste aus der Leibeshöhle unserer Teichhornschnecke, welche vielleicht zur gleichen Art zu ziehen ist. Als Untersuchungsflüssigkeit wurde das Blut der Schnecken selbst benutzt.

---

[21]) Troisième mémoire etc. Memorie della Accad. di Torino. XVIII. Bd. S. 204. Taf. I. Fig. 8.

[22]) Ueber den Generationswechsel. Taf. III. Fig. 1*e*.

[23]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer. S. 105. Taf. XXVII. Fig. 6.

[24]) Annales des sciences naturelles. 4. Serie. 6. Bd. S. 83, 84. Troisième mémoire etc. Mem. della Accad. di Torino. XVIII. S. 204. Taf. I. Fig. 7 und 8.

[25]) De la reproduction chez les Trématodes endoparasites. Mémoires de l'Institut Genevois. 3. Bd. 1856. S. 83 u. 251. Taf. VIII, Fig. 12, 13. Taf. IX, Fig. 8, 9. Diesing bezeichnet die Cercarie als Cercaria trigonocerca.

Die Membran zeigt, wie ich bereits erwähnt habe, durchaus nicht immer und überall eine gleichmässige Ausbildung in Bezug auf ihren Bau und ihre Ausdehnung über den Körper der Sporocyste. Häufig ist nur der mittlere Teil dieser von ihr umhüllt, die beiden Endpartien hingegen auf eine grössere oder kleinere Strecke noch frei, eine Form, welche schon Wagener abgebildet hat. In einem anderen Falle ist auch das dickere Ende der Amme, das meist einen Saugnapf besitzt, von der Membran umgeben, das andere hintere Ende dagegen noch nackt (Fig. 18). Letzteres zeigt dann häufig, wie auch in anderen Fällen, wo kein Paletot vorhanden ist, eine mehr oder minder grosse Beweglichkeit und Veränderlichkeit der Form. Es ist für gewöhnlich kegelig gestaltet, verlängert sich und verkürzt sich fast bis zum völligen Verschwinden und dreht sich wie tastend nach verschiedenen Richtungen.[26]) Auch der in der Hülle eingeschlossene Teil der Sporocyste vollführt noch Bewegungen, welche sich aber auf eine zonale, wellenförmig über einen Teil des Tieres hinlaufende Zusammenziehung und Ausdehnung beschränken müssen, ähnlich den Bewegungen des Embryo in der Eischale. Die eingeschlossenen Keimkörper werden dabei hin und her geschoben.

Zuletzt wird auch das noch bewegliche Ende der Amme von der accessorischen Membran umhüllt und dieselbe so von einem vollkommenen Sack umgeben, welcher ihr nur noch Contractionsbewegungen gestattet.

Das Substrat, aus welchem diese die Sporocyste mehr und mehr einhüllende Haut entsteht, ist das Blut des Wohntieres, die Elemente, welche dasselbe zusammensetzen, sind die Zellen des Schneckenblutes.

Die Blutkörperchen der Schnecken sind farblose Gebilde mit grossem Kerne, welche als amöboide Zellen mit feinen sich verästelnden Fortsätzen im Blutplasma umherschwimmen, schon in diesem die Neigung zeigend, sich zu kleineren oder grösseren Klumpen zusammenzuballen.

Das Blutgefässsystem der Gastropoden ist bekanntlich kein ge-

---

[26]) Schon Moulinié und Filippi haben dieses bewegliche Hinterende gesehen, aber als Vorderende bezeichnet und mit der äusseren (accessorischen) Umhüllung in Zusammenhang gebracht (vgl. v. S.).

schlossenes, sondern geht in seinen peripheren Teilen in ein System von Hohlräumen, Kanälen und Lacunen über, welche in und zwischen den Organen des Tieres verbreitet sind. In diesen Lacunen, insbesondere in den Bluträumen in und um die Leber, aber auch in denen anderer Teile des Schneckenleibes liegen nun die Sporocysten, rings umspült von der ernährenden Blutflüssigkeit. Man kann sich von diesem Verhältniss leicht überzeugen, wenn man Schnitte durch eine Limnaeusleber legt, welche nur in geringem Grade von den Parasiten durchsetzt ist.

Die in dem Blutplasma umherschwimmenden Blutzellen setzen sich an die Wandung der Keimschläuche an und kriechen auf dieser mittels ihrer Pseudopodien umher (Fig. 15). Sie sammeln sich dabei allmählich an beliebigen Stellen zu kleineren Haufen an, welche ihre verästelten Pseudopodien nach allen Seiten hin ausstrecken (Fig. 16 u. 17). Diese Zellhaufen werden grösser, verbreiten sich immer mehr über die Haut des Keimschlauches und vereinigen sich zu grösseren Abschnitten, welche dieselbe zonenförmig umgeben. Während dem ziehen sie ihre Pseudopodien ein, runden sich ab und bilden, indem sie eine Zellhaut ausscheiden, nach und nach eine epithelartige Hülle um den Ammenkörper. Dieselbe ist anfangs noch sehr unregelmässig in ihrer Begrenzung und Höhe, indem mehrere Zellen über einander liegen können, nimmt aber allmählich ganz und gar die Form eines einschichtigen Epithels an (Fig. 18). Es hat dies wol darin seinen Grund, dass die zu äusserst liegenden Zellen wieder weiter wandern; wenigstens strecken dieselben noch lange ihre Fortsätze aus, wenn sich die inneren, der Sporocystenwandung zunächst liegenden Zellen schon abgerundet haben (Fig. 17, 18). Die so in ein Epithel umgewandelten Blutzellen haben durch gegenseitige Abplattung eine etwas unregelmässige vier- bis vieleckige Form (Fig. 19) angenommen und stellen nun eine Lage kubischer oder cylindrischer Zellen dar mit rundem oder ovalem Kerne, welch' letzterer ein oder mehrere Kernkörperchen enthalten kann (Fig. 20, 26). Dass die Zellen jedoch auch dann noch längere Zeit membranlos und demgemäss amöboid bleiben können, zeigt Fig. 18 bei *a*, wo eine Zelle in dem schon vollständig ausgebildeten Epithel noch Fortsätze aussendet. Die Bildung der Blutkörperchenschicht beginnt gewöhnlich in der Mitte des Tieres, wo die Bewegungen desselben am geringsten sind, und setzt sich von hier aus polwärts fort, zuerst das vordere meist durch einen Saug-

napf ausgezeichnete und minder bewegliche Ende umfassend, zuletzt auch das lebhaft bewegliche hintere Ende, womit dann, wie bereits erwähnt, der Beweglichkeit der Sporocyste wenigstens nach einer Richtung hin ein Ziel gesetzt ist. In anderen Fällen beginnt die Paletotbildung auch vom Saugnapfende aus. Treten die Sporocysten in „Genisten" in den Organen des Wirtes auf, so liegen sie zumeist so nahe bei einander, dass sie sich fast berühren. In diesem Falle können sie durch die Blutkörperchenschicht, die ja alle umhüllt, so enge verbunden werden, dass der bereits oben (S. 10) erwähnte Fall eintritt: Man kann kaum eine Sporocyste mit unverletztem Paletot erhalten.

Schon zu der Zeit, wo die Blutzellen noch auf dem Ammenkörper umherkriechen, treten in ihnen anfangs dunkelrandige Kügelchen von weisser etwas ins Grünliche spielender Farbe, dann scharfumgrenzte gelbe Kügelchen auf, welche in verschiedener Grösse (bis zu 0,003 mm) und Zahl in den Zellen vorhanden sind und ihnen durch ihre Menge eine gelbe Färbung verleihen. Meist liegen sie regellos zerstreut, können aber auch (wol in Folge der Contractionsbewegungen) in ziemlich regelmässigen Querreihen angeordnet sein. Sie treten unter Umständen in solchen Massen in den Zellen auf, dass sie die Erforschung der histologischen Struktur in den darunter liegenden Schichten sehr erschweren.

Ob sie durch chemische Umsetzungen im Plasma der Blutzelle entstehen oder von Aussen aufgenommen werden, habe ich nicht entscheiden können.

Bei älteren Sporocysten vereinigen sich diese gelben Tröpfchen zu grösseren regelmässig oder unregelmässig begrenzten Flecken von rotgelber Farbe, welche in der Wandung verstreut liegen. Das Tier erhält dadurch ein gelbfleckiges Aussehen.

Der Farbstoff löst sich in Weingeist, schwerer in Aether mit hellgelber Farbe.

Saugnapf. Dass viele Sporocysten einen Saugnapf oder besser eine Einsenkung am einen Pole besitzen, ist schon lange bekannt.

So sah K. E. von Bär einen Saugnapf bei der Sporocyste seiner Cercaria I.,[27]) Steenstrup bei der Sporocyste von Cercaria armata,[28])

---

[27]) Beiträge zur Kenntniss der niederen Tiere. Nova acta Academiae Leopoldino-Carolinae. XIII. Bd. 2. Abt. S. 640. Taf. 31, Fig. 1*a*.

[28]) Generationswechsel. S. 88, 89, Taf. III. Fig. 1*b*, *c*, *d'*. Die Richtigkeit der Beobachtung ward bestritten von C. Th. v. Siebold (Burdachs Physiologie,

Filippi bei derjenigen von Cercaria microcotyla[29]) und den kleinen Sporocysten von Cercaria virgula,[30]) G. Wagener bei der Sporocyste von Cercaria cystophora,[31]) ferner auch Moulinié bei den Sporocysten von Cercaria trigonocerca[32]) und Pagenstecher bei denen von Cercaria cotylura aus Trochus cinereus.[33])

Am frischen Tiere, namentlich an jüngeren Exemplaren, erscheint der Saugnapf als eine zellige Verdickung am einen Pole. Dieselbe umgibt eine centrale Einstülpung, welche eine ziemlich weite Oeffnung besitzt und sich nach Innen zu trichterförmig verengt, um hier blind zu endigen (Fig. 1, 11).

Der Pol, welcher den Saugnapf trägt, besitzt eine ziemlich geringe Beweglichkeit, während das entgegengesetzte, öfters etwas schwanzartig abgesetzte Ende der Sporocyste die schon oben beschriebenen manchmal äusserst lebhaften Bewegungen ausführt (s. S. 12).

Der Bau dieses Saugnapfs gleicht so vollständig demjenigen der übrigen Wandung, dass derselbe nur als eine einfache Einstülpung des ganzen Sackes betrachtet werden kann. Seine innere Höhlung wird ausgekleidet von der Epidermis der Sporocyste, welche am Rande einfach nach Innen umbiegt (Fig. 13, 14). Sie kann sich in einzelnen Fällen von den unterliegenden Schichten ablösen und sich umstülpend blasenförmig über den Rand der Vertiefung emporheben, dieselbe dadurch vollkommen verschliessend (Fig. 12). Auf sie folgt die Muscularis, welche sich von der Muskellage der äusseren Wandung in nichts unterscheidet, weder durch Stärke, noch durch besondere Ausbildung einer der beiden Schichten (Fig. 11, 13). An sie schliesst sich als dritte Schicht auch hier das Epithel an, das jedoch an

---

2. Aufl. 2. Bd. S. 187) und J. V. Carus (Zur näheren Kenntniss des Generationswechsels, S. 11). Dass der Saugnapf trotzdem vorhanden ist, davon habe ich mich selbst überzeugt (vgl. Fig. 11).

[29]) Premier mémoire etc. a. a. O. Bd. XV, S. 338. Taf. I, Fig. 6a. G. R. Wagener, Beiträge etc. Taf. XXVI, Fig. 2 u. 3.

[30]) Troisième mémoire etc. a. a. O. Bd. XVIII, S. 205. Er erklärt den Saugnapf jedoch als einen Ueberrest der Teilung und bezeichnet ihn darum als Nabel oder Narbe.

[31]) Ueber Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Du-Bois-Reymond 1866. S. 146. Taf. VI, Fig. 2.

[32]) a. a. O. S. 251.

[33]) Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 12. Bd. S. 296. Taf. XXVIII, Fig. 1, 13, 14.

dieser Stelle nicht ein-, sondern mehrschichtig ist und bei den Sporocysten aus Cyclas einen ähnlichen Bau aufweist, wie ich ihn oben von dem Keimepithel der Ammen von Cercaria macrocerca beschrieben habe (Fig. 13, 14).

Der Saugnapf dient gleich den kräftigen Saugnäpfen der Cercarien und Distomen zur Anheftung an die Gewebe des Wirtes. Er bedarf jedoch nicht der starken Muskulatur, welche diese auszeichnet, da ja die Ammen in und zwischen den Organen des Wohntieres schmarotzen, wo sie vor äusseren Einflüssen vollständig geschützt sind, und ihren Standort nicht oder höchstens in sehr geringem Grade verändern.

Der Saugnapf der Sporocysten entspricht wol dem Darmapparat der ersten Larvenform, welcher ja aus einem in eine zellige Masse eingesenkten Sacke besteht. Dass dieser Darm sich durch Einsenkung von Aussen her bildet, liegt insbesondere nach den Abbildungen, welche Schauinsland über die Entwicklung desselben beim Embryo von Distomum cygnoides gibt,[34]) ausser allem Zweifel. Er selbst lässt ihn allerdings in anderer Weise entstehen, indem er von der Annahme ausging, dass die Wimperhülle der Larve das Ektoderm darstelle. Da dieses sich continuirlich über die Einstülpung fortsetzt und, wenn meine obige Darlegung richtig ist, sich auch fortsetzen muss, so sucht er die Bildung desselben auf eine regelmässige Anordnung einzelner Entodermzellen zurückzuführen.[35]) Nimmt man dagegen, wie ich es oben gethan, die Cuticula als eine echte Epidermis, so erklärt sich der ganze Vorgang in einer höchst einfachen Weise.

Gefässsystem. Was dieses anlangt, so haben meine Beobachtungen an frischen Präparaten nichts Neues zu dem bereits Bekannten ergeben. Auch die Schnittmethode führte nicht weiter, da die Höhlungen desselben, wie es scheint, nur in Lücken zwischen den übrigen Geweben des Tieres bestehen, welche wie bei den Planarien unter dem Einflusse der Conservirungsflüssigkeiten zusammenfallen.

Beifügen will ich nur, dass bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca die Trichter, welche nach Thiry's Angabe den Bau

[34]) a. a. O. Taf. XX, Fig. 12—17.
[35]) a. a. O. S. 491, 502.

von Annelidentrichtern haben,[36]) in der That aus einer langen, wellenförmig schwingenden Cilie zu bestehen scheinen, wie dies schon Thomas vermutet hatte.[37]) Damit ist die einzige Ausnahme, welche bisher nach den Arbeiten Fraiponts in dieser Beziehung bekannt war, beseitigt.

Eine andere Beobachtung, die allerdings nur unter Umständen hierher gezogen werden darf, ist folgende: Bei einzelnen, zumal jüngeren Sporocysten von Cercaria armata tritt am hinteren Ende eine kleine Oeffnung auf, welche jedoch bloss eine ganz kurze Strecke ins Innere hinein verfolgt werden konnte. Sie ward schon von Steenstrup gesehen und als Geburtsöffnung gedeutet.[38]) Ob nun diese Oeffnung mit dem Excretionssysteme in Verbindung steht und etwa einen Excretionsporus darstellt, oder ob sie anderen Verrichtungen dient, konnte ich leider nicht aufklären.

B. Zur Bildung der Keimkörper.

Versuche zur Lösung dieser Frage finden sich schon in den älteren Schriften über unsere Würmer, in den Arbeiten von Karl Ernst von Bär,[39]) J. V. Carus,[40]) Filippo de Filippi[41]) und Moulinié.[42]) Da sie alle ganz junge nur aus wenigen Zellen bestehende Keime freischwimmend in der Höhlung der Amme fanden, so nahmen sie an, dass dieselben auch von ihrem Ursprunge an völlig frei seien. Sie führten ihre Entstehung auf eine der endogenen Zellbildung zu vergleichende endogene Keimbildung zurück, indem sich der flüssige Inhalt der Ammen an einzelnen Punkten verdichte und so Anlass zur Bildung von Keimkörpern gebe. Sie unterschieden darnach scharf zwischen der endogenen Keimbildung

[36]) Beiträge zur Kenntniss der Cercaria macrocerca. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. X, S. 273.

[37]) a. a. O. S. 118.

[38]) Generationswechsel, S. 91, 92.

[39]) a. a. O. S. 640—650.

[40]) a. a. O. S. 10.

[41]) Troisième mémoire, a. a. O. Bd. XVIII, S. 221.

[42]) a. a. O. S. 71 u. 132.

in den Ammen der Trematoden und der Knospenbildung bei den Ammen der Cestoden und Hydromedusen.[43])

Dieser Ansicht trat 1855 G. R. Wagener entgegen in seinen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer.“ Gestützt auf thatsächliche auch von Thiry[44]) bestätigte Beobachtungen bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca stellte er den Satz auf, dass die Keimkörper aus dem inneren Epithel der Ammen durch Knospung entständen.[45]) Ihm schloss sich Metschnikoff an durch die Entdeckung einer in Venus schmarotzenden Amme, deren Cercarien ebenfalls aus Derivaten einer einzigen, hier amöboiden Keimzelle der Amme hervorgehen.[46])

Damit ruhte die Frage im Grossen und Ganzen bis in die letzten Jahre. Nun begannen ziemlich zu gleicher Zeit Leuckart und A. P. Thomas die Entwicklung des Leberegels zu studiren. Ihre jetzt vorliegenden Untersuchungen enthalten auch bezüglich der Entstehung und Entwicklung der Keimkörper mancherlei Beobachtungen, welche aber nicht in allen Punkten übereinstimmen. Leuckart liess ursprünglich in der ersten Auflage seines grossen Parasitenwerkes die Frage über die Herkunft der Keimkörper etwas unentschieden. Er neigte sich der Ansicht Wageners zu nach den Beobachtungen, welche er bei Cercaria virgula gemacht hatte, deutet aber auch darauf hin, dass sich die Keimzellen, aus welchen die Keimballen entstehen, kaum in allen Fällen direkt von den peripheren Zellen des mütterlichen Körpers ableiten liessen.[47])

Letztere Meinung hat nun Leuckart in seinen neuesten Ar-

---

[43]) Moulinié a. a. O. S. 60. Auch P. J. van Beneden teilt in seinem: „Mémoire sur les vers intestinaux“ den Standpunkt von Bär und Filippi (vgl. daselbst S. 87, 90, 217). Nach dem Berichte, den Quatrefages acht Jahre vorher über das Werk der Pariser Akademie erstattete, entwickeln sich hingegen die Keimkörper als Knospen an der inneren Wandung der Ammen. (Annales des sciences naturelles. 4. Serie. 1. Bd. S. 25). Ebenso hält Pagenstecher an der alten Anschauung fest (Trematoden und Trematodenlarven, S. 14).

[44]) a. a. O. Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie. X. Bd. S. 272.

[45]) Beiträge etc. S 35—36. In dem in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. IX erschienenen Auszuge (S. 85 ff.) ist leider gerade diese für uns so wichtige Beobachtung nicht angegeben. Vgl. ferner Wagener, über Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1866, S. 146.

[46]) Bulletin de l'Académie impériale de St. Pétersbourg, 14. Bd. S. 66.

[47]) Menschliche Parasiten. I. Bd. S. 508.

beiten zur Entwicklungsgeschichte des Leberegels consequent durchgeführt. Er leitet die Keimkörper einzig und allein ab von den grosskernigen Zellen (Keimzellen, Germinalzellen), welche die innere Höhlung der aus dem Eie schlüpfenden Larve vollständig erfüllen. In der Amme werden keine Keime neu gebildet, alle sind von Anfang an in bestimmter Zahl vorhanden. Ihre Keimzellen sind „Teilstücke des Embryo, Embryonalzellen, wie die übrigen, nur dass sie nicht zur Vergrösserung ihres Trägers dienen, sondern, demselben immer mehr sich entfremdend, ähnlich wie bei Gyrodactylus den Ausgangspunkt einer neuen Descendenz abgeben.“[48]) Die Thatsache, dass bei älteren Sporocysten die Keimkörper auf sehr verschiedenen Entwicklungsstufen stehen, erklärt Leuckart so, dass keineswegs alle Keimzellen sich weiter entwickeln, sondern, dass im Gegenteil ein grosser Teil derselben in seinem früheren Zustande verbleibt, ja dass selbst von den Keimballen manche auf diesem oder jenem Stadium Wachstum und Metamorphose einzustellen scheinen.[49]) Dies erklärt aber nicht, warum in allen Keimschläuchen die Keime, wiewol sie nach Leuckarts Ansicht insgesammt zur gleichen Zeit als Keimzellen im Embryo angelegt werden, sich so auffallend verschieden entwickeln, so dass Keimkörper, die nur aus wenigen Zellen bestehen, genau ebenso alt sein sollen, als vollkommen ausgebildete Ammen oder Cercarien. Es könnte ja der Fall gedacht werden, dass einzelne Keimkörper auf verschiedenen Entwicklungsstufen stehen bleiben; dann müsste aber auch die gerade bei Entwicklungsvorgängen häufig genug vorkommende Thatsache eintreten, dass Elemente, welche nicht ihre vollkommene Entwicklungsstufe erreichen, degeneriren oder zu Gunsten der sich weiter entwickelnden Teile resorbirt werden. Dem entsprechend abnorm gebildete Keimkörper habe ich aber niemals finden können. Die jüngsten Keime einer alten Sporocyste oder Redie, welche schon lebhaft umherkriechende Cercarien enthalten, sind genau ebenso normal gebildet, wie die entsprechenden Keime ganz junger Ammen.

Aber auch aus anderen Gründen kann man Leuckarts Anschauung nicht beipflichten. Wären wirklich alle Keime von Anfang an vorgebildet, also auf ein gewisses nicht allzuhohes Mass

---

[48]) Archiv für Naturgeschichte, 1882. S. 95.

[49]) Ebendaselbst S. 100.

beschränkt, so dürfte auch in den röhrenförmigen und insbesondere in den verzweigten Keimschläuchen von Bucephalus, die ja eine grosse Wachstums- und Verästelungsfähigkeit besitzen, die Zahl derselben nie zunehmen, d. h. die jungen Aeste müssten leer bleiben oder dürften nur bewegliche Cercarien enthalten, welche von älteren Aesten, in denen sie sich entwickelten, hineingekrochen wären. Dass dies nicht der Fall ist, dass im Gegenteil fast sämmtliche Schläuche Entwicklungszustände der Larven beherbergen, lehrt schon eine ziemlich oberflächliche Beobachtung.

Es muss also während des Lebens der Amme eine Vermehrung der Keimkörper statthaben. Für dieselbe bleiben bloss zwei Möglichkeiten: Teilung derselben oder Knospung aus der Wandung der Mutter. Für erstere liegen keine Beobachtungen vor, wol aber für letztere; aus früherer Zeit die schon genannten Untersuchungen von G. Wagener, aus neuester Zeit die Arbeit von Thomas.

Auch Thomas erklärt die hellen runden Kernzellen, welche das hintere Ende der Larve, wie der Sporocyste und Redie erfüllen, als die Keimzellen der nächsten Generation.[50]) Aber daneben fand er bei den Ammen noch eine zweite Form der Sporenbildung, der, wie es scheine, die Mehrzahl der Keimkörper ihren Ursprung verdanke: Bildung durch Knospung vom inneren Epithel der Wandung aus, indem einzelne Zellen sich stark vergrössern und durch Furchung eine Morula erzeugen.[51])

Mit diesem Berichte stimmen die von mir aufgefundenen Thatsachen vollständig überein. Meine Beobachtungen wurden vornehmlich gemacht an den jüngeren Sporocysten auf den Kiemen der Cycladen, welche die gesuchten Stadien zwar nicht allzuhäufig, aber doch mit der wünschenswertesten Deutlichkeit gaben. Einzelne Entwicklungsstufen fanden sich auch bei anderen Sporocysten.

Eine Zelle an einer beliebigen Stelle des Epithels teilt sich senkrecht zur Axe des Keimschlauches in zwei Zellen (Fig. 21), welche dann durch weitere Zweiteilung 4, 8 Zellen u. s. w. erzeugen (Fig. 22, 23). Die Teilungsstadien, wie sie Wagener angibt,[52]) eingekerbte Kerne und Zellwandungen, habe ich nicht gesehen, wo-

[50]) a. a. O. S. 112, 115, 125.

[51]) a. a. O. S. 115, 125.

[52]) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer, S. 36.

mit aber durchaus kein Beweis gegen seine Darstellung gegeben sein soll. Vielleicht repräsentiren die Kerne in Fig. 23 und 26, welche zwei Kernkörperchen enthalten, ein beginnendes Teilungsstadium.

Die Zellen der Keimkörper besitzen Kerne von der Grösse der Epithelkerne (ca. 0,006 mm) mit grossem Kernkörperchen und einem kleinen Hof von Zellplasma um denselben, so dass ein solcher Zellballen fast nur aus Kernen mit Kernkörperchen besteht. Es sind dies lauter Momente, wie sie bei jungen lebenskräftigen Zellen, die lebhaft wachsen und sich vermehren, vorkommen.

Die so entstandenen Zellhaufen liegen anfangs mitten zwischen den Zellen des Keimepithels, sich von diesem durch ihre dunkle Färbung[53]) und bestimmten Umrisse ziemlich scharf abhebend. Allein sie bleiben nicht allzulange Zeit mit ihm in Verbindung. Schon in einem sehr frühen Stadium, da der Keimkörper erst aus wenigen Zellen besteht, beginnt die Ablösung. Die Keime werden aus dem Epithel hinaus und gegen die centrale Höhlung der Sporocyste gedrängt, wol durch den Druck, welchen das umgebende Epithelgewebe auf die wachsende Zellenmasse ausübt. Sie bleiben noch einige Zeit als runde oder eiförmige oder kegelige Körper an der Innenwandung der Amme sitzen und fallen dann in die Höhlung derselben hinein (Fig. 25, 26).

Nur in seltenen Fällen lassen sich noch Keimkörper mit grösserer Zellenzahl innerhalb der Ammenwandung auffinden (Fig. 24).

Durch dieses frühe Abfallen erklärt sich die Thatsache, dass man nur selten Keime am oder im Mutterboden sitzen findet, in sehr ungezwungener Weise. Damit erklärt es sich aber auch, warum die Entstehung derselben so lange Zeit in Dunkel gehüllt war und zu allerlei hypothetischen Erklärungsversuchen Anlass gab.

Die abgefallenen Keime schwimmen frei in der inneren Höhlung der Amme in der ernährenden Flüssigkeit, welche dieselbe erfüllt, oder sie sind von einander getrennt durch Fasern (Trabekeln), welche die Körperhöhle der Sporocyste nach verschiedenen Richtungen hin durchziehen und Kerne in grösserer oder geringerer Zahl enthalten können, wie sie auch Thomas abbildet und beschreibt.[54])

---

[53]) Sie bestehen ja fast nur aus Kernsubstanz, welche von Farbstoffen viel stärker tingirt wird, als das gewöhnliche Zellprotoplasma.

[54]) a. a. O. S. 124. Taf. III, Fig. 12.

Aehnliche Fasern sahen schon Filippi bei den Redien der Cercaria coronata[55]) und Guido Wagener bei den Sporocysten der Cercaria cystophora.[56])

Im Anschlusse hieran muss ich noch einige Beobachtungen mitteilen, welche sich mit der oben gegebenen Schilderung nicht recht vereinigen liessen. Bei einzelnen Sporocysten der Cercaria macrocerca standen die Keimkörper, die noch aus wenigen Zellen bestanden, an der Peripherie eines körnigen, einige Kerne enthaltenden Gerinnsels, welches dem innerhalb der Epithelzellen befindlichen vollständig glich (Fig. 27, 28). In einem anderen Falle, bei einer Sporocyste derselben Art, schien von einer Stelle der seitlichen Wandung aus eine starke Zellwucherung stattzufinden, welche ebenfalls an ihrer Peripherie kleine Keimkörper aufwies.

Durch die erwähnten Thatsachen wird also die von G. R. Wagener und Metschnikoff aufgestellte Theorie, wonach die Keime in den Ammen der Trematoden als Derivate einer Zelle der Wandung zu betrachten sind, in ihrem vollen Umfange bestätigt. Wie sich jedoch die „Keimzellen" der Larve zu den Keimkörpern der Amme verhalten, darüber eine Entscheidung zu treffen, ist mir leider nicht vergönnt gewesen. Dass sie nicht einzig und allein das Substrat für die Keimkörper darstellen, wie dies Leuckart meint, geht wol aus dem vorher Gesagten unwiderleglich hervor. Aber ich kann keine Beweise weder für, noch gegen die Ansicht von Thomas beibringen, dass beide Entstehungsformen, diejenige durch Keimzellen sowie diejenige durch Knospung, neben und nach einander am selben Ammentiere statthaben, ebensowenig wie mir ein Urteil zusteht über die Annahme von Schauinsland,[57]) dass die Zellen, welche den hinteren Teil der Larve erfüllen, z. T. sogleich in Keimkörper durch Teilung sich umwandeln, z. T. auch sich zuerst der Ammenwandung, also der Muskelschicht als ein Epithel anlagern, und sich dann erst in Keimkörper umbilden. Er schildert dieses Epithel als sehr inconstant und veränderlich in seiner Ausbildung und Ausdehnung, je nach den Contractionszuständen der Larve, indem die Zellen ihren Platz verlassen und sich wieder ansetzen können.

[55]) Deuxième mémoire etc. a. a. O. XVI. Bd. S. 426.

[56]) Ueber Redien und Sporocysten, in: Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1866, S. 146.

[57]) a. a. O. S. 486, 493.

Schauinsland vergleicht den ganzen Vorgang der Keimkörperbildung mit der Entstehung der Tochter- und Enkelgeneration bei Gyrodactylus[58]) und erklärt demgemäss die Keimzellen als zurückgebliebene Furchungselemente, welche sich innerhalb des alten Tieres zu neuen Organismen entwickeln.[59]) All' dies muss einer späteren Untersuchung vorbehalten bleiben; mit blossem Theoretisiren ist man noch selten besonders weit gekommen.

Bis jetzt ist jedenfalls die Thatsache durch Beobachtungen genügend erhärtet, dass die Keime der Tochtergeneration durch Zellvermehrung im inneren Epithel der Ammen entstehen. Der Akt der Erzeugung ist darum auch ferner, solange nicht direkte gegenteilige Untersuchungen vorliegen, als ein ungeschlechtlicher anzusehen und kann als innere Knospung oder Sprossung aufgefasst werden: er findet im Innern der Amme aus den Keimblättern derselben statt. Der Entwicklungscyclus der Trematoden ist also noch immer als ein echter Generationswechsel in Anspruch zu nehmen.

C. Ueber die späteren Umbildungen der Ammen.

Schliesslich noch einige Bemerkungen über den Einfluss, welchen die allmählich heranwachsende Brut auf die Organisation und die Thätigkeit der Sporocysten ausübt. Gleiches gilt mutatis mutandis auch von den Redien.

Schon die ersten Beobachter, welche Sporocysten untersuchten, Steenstrup, de Filippi, Moulinié u. A. fanden, dass die Entwicklung der Brut eine Desorganisation der Amme mit sich bringe, ja endlich der Existenz derselben ein Ziel setze.[60])

Anfangs, wenn die Brut noch auf einer niedrigen Stufe der Ausbildung steht, wächst auch die Amme noch, weniger in die Breite, namentlich aber in die Länge. Später jedoch erfährt sie durch die sich entwickelnde Tochtergeneration nur noch eine

---

[58]) G. R. Wagener im Archiv von Reichert und Dubois-Reymond, 1860, S. 768 ff. und Metschnikoff in: Bulletin de l'Académie impériale de St. Pétersbourg, Bd. XVIII, S. 62—65.

[59]) a. a. O. S. 507.

[60]) Bekanntermassen kommt diese Erscheinung auch in anderen Tiergruppen vor.

passive Ausdehnung, welche hauptsächlich lateralwärts wirkt und eine Erweiterung nach den Seiten, d. h. also in die Breite erzielt. Diese Dehnung ist keine gleichmässig über den ganzen Ammenkörper sich ausbreitende Erscheinung. Sie hängt ab von der Zahl und Grösse der Keimkörper, welche in der betreffenden Zone des Ammenleibes angehäuft sind: sie wird desswegen in denjenigen Teilen des Keimschlauches, welche viele Keime enthalten, eine grössere sein, als in anderen Teilen, wo dies nicht der Fall ist.[61])

Hand in Hand mit dieser Dehnung geht eine Verdünnung der Ammenwandung verbunden mit Degeneration, wol auch mit teilweiser Resorption der Zellen. Für letztere spricht wenigstens die Thatsache, dass das Keimepithel an solchen Stellen, an denen ihm grössere Keimkörper anliegen, viel dünner ist als an den übrigen Teilen des gleichen Querschnittes. In Folge dieses Prozesses nehmen die einzelnen Schichten mehr und mehr an Höhe ab, ihre Kerne verlängern sich und werden körnig. Diese Dehnung kann bei der Sporocyste der Cercaria armata im äussersten Falle soweit gehen, dass die Wandung der Amme auf Schnitten als eine ganz dünne (ca. 0,001 mm hohe) feingekörnelte Grenze erscheint, welche von Stelle zu Stelle längliche Erweiterungen aufweist, worin eine dunkler gefärbte körnige Masse, der Rest eines Epithelkerns, liegt. Die Zahl dieser Kerne ist eine sehr geringe im Gegensatz zu den zahlreichen Kernen der ursprünglichen Wandung, eine Erscheinung, welche wol abgesehen von der Resorption auch auf das Eingehen der Epithelzellen in die Keimbildung zurückzuführen ist. Um diese Haut liegt eine zweite Membran von ähnlicher Beschaffenheit, welche sich durch ihre gelbe Färbung als die Blutkörperchenschicht kundgibt.

Das Dehnungsverhältniss beider Schichten ist nicht immer das gleiche; es variirt ziemlich stark, je nachdem an der Bildung des Paletots mehr oder weniger Zellen teilnehmen.

Die Erweiterung und die ihr entsprechende Degeneration tritt, wie gesagt, nie an allen Teilen der Amme zugleich auf, da sie ja ganz und gar abhängt von der Zahl und Grösse der Keimkörper.

---

[61]) Der Druck, welcher von der eingeschlossenen wachsenden Brut auf die Haut der Amme ausgeübt wird und diese spannt, erzeugt natürlich einen Gegendruck der letzteren. Wie stark derselbe ist, erhellt schon daraus, dass die Keime, welche aus der Amme genommen, stets rund oder elliptisch sind, in derselben durch die gegenseitige Abplattung als unregelmässig vieleckige Körper erscheinen (vgl. Fig. 1).

Man kann daher unter Umständen Keimschläuche finden, welche an ihrer Wandung alle Stadien vom fast unversehrten Zustande bis zur völligen Rückbildung aufweisen. Bei einer Sporocyste z. B. von 1 mm Länge schwankte das Grössenverhältniss des Epithels in einer Länge von 0,1 mm zwischen 0,025 und 0,007 mm, in einem anderen Falle zwischen 0,003 mm an einer Stelle, wo ausgebildete Cercarien lagen, und 0,02 mm an dem von Keimkörpern fast freien hinteren Teile.

Am ehesten tritt die Dehnung im Allgemeinen in der Mitte und in der vorderen Hälfte, am spätesten am hinteren Ende der Sporocyste ein, weil dieses von dem seitlich wirkenden Druck der eingeschlossenen Brut nur wenig berührt und erst später von den Keimen erfüllt und erweitert wird. Die letzteren liegen ja vornehmlich in der vorderen Hälfte und bewirken dort die starke Dehnung, welche selbst bis zum völligen Verschwinden des Saugnapfes führen kann.

Die Fähigkeit, Keimkörper durch Knospung zu erzeugen, geht auch älteren Sporocysten noch nicht ab, da sie ja ausschliesslich auf der Beschaffenheit des Epithels beruht und nur durch die Degradation desselben einen Abschluss finden kann. Ist es noch ziemlich unversehrt, dann steht der Keimbildung nichts im Wege. Daher finden wir auch bei Sporocysten, welche bereits ausgebildete Cercarien in grösserer Zahl enthalten, konische Knospen der Wandung ansitzen, aber der obigen Darlegung entsprechend in der Nähe des hinteren Endes, da hier noch ein höheres weniger rückgebildetes Epithel vorhanden ist. So betrug in einer Sporocyste die Höhe des Epithels in der Nähe des Pols, wo ihm ein Keimkörper ansass, 0,006 mm, in der Mitte der Amme dagegen 0,002 mm.

Die Sporocysten der Cercaria armata sind anfänglich nur in geringer Zahl im Gewebe der Schnecke vorhanden, vermehren sich aber dann, sei es durch Teilung oder als Grossammen durch Erzeugung von Ammen, mehr und mehr. Sie verdrängen dadurch, sowie durch ihr Wachstum und die Dehnung durch ihre Brut das Gewebe der Schnecke, so dass zuletzt, insbesondere bei alten Teichhornschnecken, an Stelle der Leber und Keimdrüse ein grosser Haufe von Sporocysten liegt. Auf Quer- und Längsschnitten erscheint dann erstere geradezu als ein System von Hohlräumen, gebildet durch die verdünnten, d. h. ausgeweiteten Wände der Sporocysten, welche sich

auf längere oder kürzere Strecken berühren und gegenseitig abplatten können. Ja unter Umständen liegen die Keimschläuche so enge beisammen, dass die Membranen der einzelnen Tiere geradezu als verschmolzen gelten können. Man erkennt dann nur an den Stellen, wo drei und mehr Ammen zusammenstossen, durch die hier zwischen ihnen auftretenden Lücken, dass jede ihre eigene Hülle besitzt. In den Höhlungen liegt die Tochtergeneration in ihren verschiedenen Entwicklungsstufen von dem der Wandung ansitzenden Keime bis zum ausgebildeten Tiere.

Mit der Ausdehnung der Amme durch die in ihr wohnende Brut und der dadurch bedingten Degeneration der Gewebe verbindet sich eine Verringerung der physiologischen Leistungen, deren die Amme fähig ist. Zu diesen gehört vor Allem die auf dem Vorkommen einer Muscularis beruhende Bewegungsfähigkeit. Jüngere Sporocysten zeichnen sich im Allgemeinen durch ihre grössere Aktivität aus, welche sich teils in wellenförmigen Contractionen der Leibeswandung, teils in Bewegungen der beiden Enden, vor allem des sich verkürzenden und verlängernden, verdickenden und verdünnenden Hinterendes äussert, was bereits bei der Paletotbildung beschrieben wurde (vgl. S. 12). Diese Beweglichkeit geht proportional mit der Entwicklung der zweiten Generation zurück, sodass diejenigen Sporocysten, welche ausgebildete Cercarien in grösserer Zahl enthalten, meistens bloss noch dünne, fast leblose Säcke darstellen. Dagegen können sie, zumal dann, wann nur wenige ihrer Cercarien bereits ihre vollkommene Entwicklung erreicht haben, noch schwache und wenig ausgiebige Contractionsbewegungen vornehmen und zwar am hinteren Ende, das ja auch durch die Fähigkeit der späten Keimbildung seine langsamere Entartung erweist. Ich habe dies bei der Sporocyste von Cercaria macrocerca beobachten können. Nur solche Sporocysten, welche in der Jugend eine sehr grosse Lebhaftigkeit zeigen, wie z. B. diejenigen von Cercaria micrura, vermögen auch später ziemlich starke Contractionen zu vollführen.

Am Ende bildet also im Allgemeinen die ganze Amme einen leblosen Sack ohne jede Spur einer Organisation, dessen lebhaft umherkriechende Brut an allen Seiten durchzubrechen sucht und so schliesslich den Körper der Mutter zerstört.

Würzburg, im November 1883.

Tafelerklärung.

Fig. 1. Sporocyste der Cercaria armata mit Kernen in der Epidermis. *s* = Saugnapf.

Fig. 2. Stück eines Längsschnittes durch die Wandung einer Sporocyste von Cercaria macrocerca. *e* = Epidermis mit einem Kern.

Fig. 3. Ebenso. Die Epidermis ist durch die Behandlungsweise abgehoben. *e* wie in Fig. 2, *m* = Muscularis, *k* = Keimepithel.

Fig. 4. Aelterer Keim von Cercaria armata mit Kernen in der Epidermis *e*.

Fig. 5. Ganz junger Keim von derselben.

Fig. 6. Junger Keimkörper von Cercaria macrocerca mit Zellteilung in der Epidermis *e*.

Fig. 7. Junger Keimkörper von Cercaria armata. Die äussere Wandung der Epidermis ist glockenförmig abgehoben.

Fig. 8. Junger Keimkörper der Cercaria macrocerca.

Fig. 9. Ring- und Längsmuskeln einer jüngeren Sporocyste aus Cyclas. Flachschnitt.

Fig. 10. Keimepithel einer älteren Sporocyste von Cercaria macrocerca $^{176}/_{1}$. Conservirt in einer Mischung von Chrom- und Essigsäure.

Fig. 11. Saugnapf einer Sporocyste der Cercaria armata.

Fig. 12. Sporocyste derselben Art mit einem Saugnapf, dessen innere Wandung ausgestülpt ist.

Fig. 13. Längsschnitt durch den Saugnapf einer jüngeren Sporocyste aus Cyclas. Die Muskelschicht ist teilweise flach getroffen. In Pikrinschwefelsäure conservirt, $^{176}/_{1}$.

Fig. 14. Ebenso. Quecksilberchloridpräparat. Die Epidermis enthält einen Kern.

Fig. 15. Blutzelle auf der Epidermis der Sporocyste von Cercaria armata umherkriechend.

Fig. 16. }
Fig. 17. } Ebensolche Blutzellen, welche sich in grösserer Menge zusammengeballt haben.

Fig. 18. Sporocyste aus der Leibeshöhle von Limnaeus stagnalis mit vollständigem Paletot. Bei *a* sendet eine Zelle desselben noch plasmatische Fortsätze aus.

Fig. 19. Teil eines Flachschnittes durch den Paletot derselben Sporocystenform. Ueberosmiumsäurepräparat.

Fig. 20. Teil eines Längsschnittes durch dieselbe.

Fig. 21. Teil eines Längsschnittes durch die jüngere Sporocystenform in Cyclas mit einem zweizelligen Keimkörper von 0,009 mm Höhe.

Fig. 22. Ebenso mit einem vierzelligen Keimkörper.

Fig. 23. }
Fig. 24. } Ebenso mit mehrzelligen Keimkörpern. (Höhe des Keimkörpers in Fig. 23 = 0,015 mm, in Fig. 24 = 0,025 mm).

Fig. 25. Teil eines Längsschnittes durch eine jüngere Sporocyste der Cercaria micrura mit einem ovalen, dem Keimepithel ansitzenden Keimkörper von 0,023 mm Höhe.

Fig. 26. Teil eines Längsschnittes durch eine Sporocyste der Cercaria armata mit einem kegeligen, dem Keimepithel ansitzenden Keimkörper. $P =$ Blutkörperchenschicht, $^{375}/_{1}$.

Fig. 27 u. 28. Zweiter und vierter Längsschnitt durch eine Sporocyste von Cercaria macrocerca. Die Keimkörper stehen an der Peripherie eines körnigen Gerinnsels.

Zoologie und Anatomie.

Eine Erwiderung auf Herrn v. Kölliker's Rede: „Die Aufgaben der anatomischen Institute."

Von

C. SEMPER,

Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie.

Von berufenster und beachtenswerthester Seite ist ganz neuerdings, bei Gelegenheit der Eröffnung der hiesigen neuen Anatomie, die Aufgabe der anatomischen Institute einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden. Von berufenster Seite; denn wer mit dem Namen Kölliker eine 37jährige Erfahrung als Lehrer der menschlichen Anatomie und den Vortheil verbindet, zweimal in seinem Leben, ein gewiss seltenes Glück, einen Institutsneubau wörtlich aus dem Grunde heraus aufgeführt zu haben, der ist sicherlich zu einem Urtheil in solcher Sache berufen. Und wer, wie Kölliker, aus allen Brunnen der biologischen und morphologischen Wissenschaft kräftig und eifrig geschöpft hat, darf verlangen, dass man seiner Meinungsäusserung vor Allen Beachtung schenkt.

Dagegen dürfte es nicht so ohne Weiteres einleuchten, warum denn nun grade ein Zoologe sofort zu einer Besprechung der eben erst erschienenen Rede schreitet, da er ja doch, direct wenigstens, kaum Antheil zu nehmen braucht an der Art, wie ein Anatom die „Aufgaben der anatomischen Institute" auffasst. Noch viel weniger berechtigt dürfte dies Jenem erscheinen, welcher die Rede durchblätternd zufällig auf S. 5 den theilweise gesperrt gedruckten Satz läse:

„ . . . . . die zu dem führen werden, was einzig und allein als das Entsprechende erscheint. Und dies ist einfach das, dass die Biologie der Thiere sowohl in der medicinischen Facultät durch den Anatomen und Physiologen, als auch in der philosophischen Facultät durch den Zoologen ihre Vertretung zu finden hat."

Dieser Satz kann ohne Einschränkung für die jetzige Entwicklungsperiode unserer organischen Wissenschaften von jedem Zoologen, der es ernst nimmt mit seiner Wissenschaft, wie mit seiner practischen Thätigkeit, rückhaltlos unterschrieben werden. Das Wort Biologie wird nämlich neuerdings oft in dem Sinne gebraucht, dass damit die ganze Wissenschaft vom Leben der Thiere, nach morphologischer wie physiologischer Seite hin, bezeichnet sein soll. Obiger Ausspruch vindicirt also zwei Facultäten das Recht, diese Wissenschaft zu vertreten; wenigstens kann man ihn so deuten. Anatomen und Zoologen sind somit einig. Wozu also will nun doch der Zoologe Jenem antworten?

Weil es gilt, trotz dieser scheinbaren Uebereinstimmung einen in der Rede enthaltenen Angriff auf die Zoologie in entschiedenster Weise abzuwehren.

Es muss dazu die Kölliker'sche Rede genau analysirt werden.

Zunächst gewinnt man bei aufmerksamem Lesen der Rede, ganz besonders der S. 2—4, Zweifel an der Richtigkeit obiger Interpretation jenes grundlegenden Satzes.

Der erste hierauf Bezug habende Passus auf pag. 2 lautet:

„ . . . . . So entstand allmälig eine Wissenschaft, die den thierischen Organismus als Ganzes auffasste und am zweckmässigsten Biologie oder die Lehre von den gesammten Lebensvorgängen genannt wird."

Dieser Satz ist völlig klar.

Weiterhin findet sich dann auf S. 3 nach kurzer Andeutung eines Entwickelungsganges, wie er thatsächlich in der Biologie der Thiere gar nicht stattgefunden hat, Folgendes:

„Dem Gesagten zufolge wird im Gebiete der Biologie der Thiere Alles, was sich auf die Lebensverhältnisse des Menschen bezieht, in besonderen Lehrvorträgen docirt und findet sich durch eigene Lehrer und eine besondere Facultät vertreten. Dieser Einen Wissenschaft vom Menschen steht nun aber nicht einfach die Biologie der Thiere entgegen, vielmehr ist auch hier aus Zweckmässigkeitsrücksichten eine mehrfache Gliederung entstanden."

In diesem einen Satze umfasst hier also dasselbe Wort zweierlei, einmal alle Thiere ausnahmslos, das andere Mal die Thiere ohne den Menschen. Damit beginnt die Unklarheit.

Sie wird vermehrt durch den sofort sich anschliessenden weiteren Satz der Rede:

„Einmal finden wir in diesem Gebiete (der Biologie der Thiere, S.) als besondere umfassende Disciplinen:

a) die Zoologie oder die Lehre von den unterscheidenden Merkmalen der Thiere und der Classification derselben oder dem zoologischen Systeme und

b) die Biologie der Thiere im engeren Sinne mit ihren Unterabtheilungen, der vergleichenden Anatomie, Histologie und Embryologie, sowie der vergleichenden Physiologie."

Welche Biologie der Thiere meint nun Kölliker in dem zuerst angeführten Satze auf pag. 5?

Jeder, der weiss, welchen Antheil dieser Forscher am Ausbau der Biologie (im allgemeinsten und speciellsten Sinne) genommen hat; der das lebhafte Interesse kennt, welches dieser Anatom jeder theoretisirenden wie practischen Arbeit entgegenbringt, und mit welcher Lebhaftigkeit er sich an allen rein wissenschaftlichen Discussionen betheiligt, der wird mit dem Schreiber dieser Zeilen geneigt sein, jenes Wort „Biologie der Thiere" im allgemeinsten, also wissenschaftlichen Sinne zu nehmen. Diese Ansicht muss noch befestigt werden, wenn man (auf S. 4) die Aeusserung liest:

„Diese Abzweigungen der Einen grossen Wissenschaft von den Lebenserscheinungen der thierischen Organismen, die, wenn auch leicht begreiflich, doch von einem umfassenderen Gesichtspunkte aus eigentlich nicht als gerechtfertigt erscheinen etc."

Ja, das muss es sein, es ist klar. Eine grosse Wissenschaft, mit zwei Vertretern in getrennten Facultäten. Kann man sich etwas Idealeres denken, als dass Beide nebeneinander und miteinander, in verschiedenen Richtungen arbeitend, doch demselben Ziele zustrebend, einander ergänzend, verbessernd, unterstützend, dieser Einen Wissenschaft alle ihre Kräfte weihen?

Leider lesen wir weiter. Da finden wir zu unserem Schrecken auch auf S. 4 einen Satz, der sich als Frage ergiebt in Folge der Behauptung (ebenda Zeile 10 von unten), es hätten jene Abzweigungen zu einem Zwiespalte geführt, und zwar dem, „dass die Anatomie und Physiologie der Thiere bald mit der menschlichen Biologie, bald mit der Zoologie verbunden sich findet." Dieser Satz lautet:

„Stellen wir nun die Frage: Soll die Zoologie allein die vergleichende Anatomie übernehmen, oder besitzt der Anatom hierfür die bessere Berechtigung?"

Also um den Besitz der vergleichenden Anatomie handelt es sich? Und wohin sind denn vergleichende Histologie, Embryologie und vergleichende Physiologie gerathen, diese anderen Theile der „Biologie der Thiere im engeren Sinne?"

Das ist nun freilich wahr, dass als Antwort auf jene Frage grade der oben zuerst (s. S. 1) citirte Ausspruch kommt, es habe die Biologie der Thiere in beiden Facultäten ihre Vertretung zu finden.

Was meint aber nun Kölliker mit dieser Antwort? Soll die Eine Wissenschaft vom Leben der Thiere — die allgemeinste Biologie der Thiere mit Einschluss des Menschen — so ihre doppelte Vertretung finden? oder nur die Biologie der Thiere ohne den Menschen? oder die Biologie der Thiere im engeren Sinne? oder vielleicht gar nur die vergleichende Anatomie? Oder auch das nicht einmal?

Das ist menschlich, dass allgemeine Sätze und Definitionen Unklarheiten enthalten. Werden im politischen Leben allgemeine Gesetze mittels der Ausführungsgesetze und Verordnungen unter das Volk gebracht, so werden jene gar oft derartig verändert, dass sie ins Gegentheil umschlagen. Als der Khedive sein Antisclavereigesetz erliess, dachte er gewiss nicht daran — oder doch? —, dass es in der Ausführung ganz anderen Inhalt erhalten würde, als es vielleicht haben sollte. Die Sclaverei blieb nach wie vor bestehen, das Gesetz unverstanden, werthlos auf dem Papier.

Wie verhält sich nun die Ausführung zu dem Gesetz in der vorliegenden Rede? Denn, dass in jenem zuerst angeführten Satz der allgemeinste Gedanke seinen Ausdruck finden sollte, ist aus ihm selbst ersichtlich. Er enthält ein Programm und zwar das denkbar allgemeinste. Das geht auch daraus hervor, dass Kölliker seine Ausführungen mit dem, unmittelbar jenem oft allegirten Ausspruch sich anschliessenden weiteren Satze beginnt:

„In weiterer Ausführung dieses Satzes wollen wir nun zuerst die medicinische Facultät in's Auge fassen etc. . . . . ."

Wir sind also berechtigt, alle von pag. 5 an zu findenden Aeusserungen des Würzburger Anatomen als weitere Ausführungen

jenes grundlegenden Satzes aufzufassen. Zu einem Verständniss derselben können wir indess nur gelangen, indem wir noch einmal auf den vorhergehenden Abschnitt der Rede zurückgreifen und versuchen, uns einen klaren Einblick zu verschaffen in das, was ihr Verfasser als Zoologie oder Zoologen ansieht.

Es enthält der schon oben citirte Ausspruch in dieser Beziehung ein völlig klares Bekenntniss: die Zoologie ist nach ihm die Lehre von den unterscheidenden Merkmalen der Thiere und der Classification derselben oder dem zoologischen Systeme. Dem Anatomen ist also nach wie vor der Zoologe Vertreter eines Faches, welches man auch jetzt noch in unbelauschten Stunden, wie früher öffentlich, vulgär „Balgzoologie“ zu nennen pflegt, über welches man lacht und dessen frühere Paria-Stellung an den Universitäten wie in der wissenschaftlichen Welt vor nunmehr 40 Jahren zur Gründung der Siebold-Kölliker'schen Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie geführt hat. Der Titel besagt genug; alle Zeitschriften oder Arbeiten, in welchen damals der Zoologe seine Arbeiten veröffentlichte, waren nicht-wissenschaftliche (natürlich nur soweit eben die Zoologie betheiligt war.) Auch heute noch soll also nach der Ansicht des Anatomen der Zoologe Vertreter eines Faches sein und bleiben, das man deutlich und öffentlich als unwissenschaftlich zu bezeichnen wagte. Dies muss bei allen folgenden Erörterungen im Auge behalten werden.

In weiterer Ausführung seines grundlegendes Satzes wendet sich nun zunächst unser Anatom der medicinischen Facultät zu. Das Recht, seine Aeusserungen in dieser Richtung zu kritisiren, könnte uns vielleicht von ihm bestritten werden, da er ja auf S. 6 dem Zoologen vorwirft, er sei „in der Regel nicht Mediciner und in der menschlichen Anatomie nur bis zu einem gewissen Grade orientirt.“ Natürlich und zum Glück fällt es in der That auch keinem Zoologen ein, sich in die inneren Angelegenheiten der Medicin und der menschlichen Anatomie einzumischen. Hier aber werden keine derartigen Interna besprochen, sondern lediglich Allgemeinheiten, welche nicht blos der Zoolog, sondern überhaupt jeder gebildete Mensch zu beurtheilen im Stande ist. Wir lassen uns daher das Recht, auf diesen medicinischen Passus der Rede einzugehen, auch nicht rauben.

Dieser beginnt abgekürzt so:

„Das Studium der menschlichen Morphologie . . . . . ist nicht gedenkbar, ohne die verwandten Bildungen der Thiere, vor allem der Vertebraten, mit in Betracht zu ziehen. Nur durch eine umsichtige Rundschau, durch eine allseitige vergleichende Betrachtung wird es dem Anatomen möglich, einen höheren allgemeinen Standpunkt zu gewinnen, der ihm gestattet, mit Erfolg an dem Fortschritt einer ächt wissenschaftlichen Anatomie zu arbeiten und finden wir daher auch, dass . . . . . seit langem alle hervorragenden Lehrer der Anatomie . . . . . die vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie, vor Allem der höheren Thiere, in den Kreis ihrer Forschungen aufnahmen . . . . ."

Das klar bezeichnete Ziel der Arbeit des Anatomen ist also der Aufbau einer ächt wissenschaftlichen Anatomie; dazu bedarf er einer allseitigen vergleichenden Betrachtung in dem Gebiete, das unser Gegner selbst auf pag. 5 als Biologie der Thiere im engeren Sinne bezeichnet.

Nun fährt er fort:

„Der Zoologe steht diesen Gebieten ferner, um so mehr, als er in der Regel nicht Mediciner ist und in der menschlichen Anatomie nur bis zu einem gewissen Grade orientirt erscheint."

Wie reimen sich die beiden Sätze? Uns scheint sehr schlecht. Zuerst wird als Ziel, dem der Anatom zustrebt, eine ächt wissenschaftliche Anatomie hingestellt, dann die Biologie der Thiere im engeren Sinne (mit einer gewissen Einschränkung auf höhere Thiere) als unbedingt nothwendiges Mittel hierzu bezeichnet. Das soll doch wohl heissen: erst die aus allgemeineren Studien in der Biologie der Thiere gewonnenen allgemeinen Gesetze gestatten oder liefern dem Anatomen das wissenschaftliche Verständniss der Specialfälle, wie sie ihm das specielle Object der Medicin, der Mensch, bietet? Und diese allgemeinen Gesetze soll der Zoologe nicht genau so gut, oder noch besser, aus seinen Beobachtungen im Gebiet der Biologie der Thiere ziehen können? Er sollte nach der Meinung der Anatomen dazu erst dadurch in den Stand gesetzt werden können, dass er Mediciner würde und wie dieser sich die speciellste Kenntniss vom Bau des Menschen verschaffte?

Das ist ganz offenbar ein circulus vitiosus. Für den Anatomen soll das Allgemeine das Besondere erklären; der Zoologe soll das Allgemeine nicht verstehen können, da er von dem besonderen Falle, der menschlichen Anatomie und der Medicin nichts oder nur wenig wisse. Dem Zoologen soll das Besondere den Schlüssel liefern, dem Anatomen aber das Allgemeine. Darin liegt auch eine petitio prin-

cipii. Und diese finden wir deutlich formulirt im Schluss des ersten Abschnittes auf S. 6. Hier heisst es;

„Der Zoologe steht diesen Gebieten ferner ..... Aber auch wenn ..... Histologie und Entwicklungsgeschichte sich seiner Theilnahme erfreuen ..... wird er doch bei der übergrossen Fülle des Materiales, das er zu beherrschen hat, kaum im Stande sein, den höheren Geschöpfen eine besondere Aufmerksamkeit zu schenken und dieselben nach der Seite zu behandeln, welche für den menschlichen Anatomen die wichtigste ist.“

Sind wir denn menschliche Anatomen und Mediciner, oder müssen wir es sein? Den Göttern sei Dank, jetzt schon lange nicht mehr. Oder dürfen wir Zoologen denn nicht das allgemeine Problem — die Erforschung der thierischen Natur — schlechthin als das unserer Wissenschaft gesteckte Ziel ansehen, müssen und sollen wir dies denn immer nur als Mittel zu einem speciellen Zweck betreiben, wie dies der Anatom thut? Uns wahrlich dünkt — doch halt! wir vergessen dies:

„Dass der Zoologe nur die Lehre von den unterscheidenden Merkmalen der Thiere und der Classification derselben oder dem zoologischen System (pag. 3 Rede) zu betreiben hat!“

Wir müssen uns eben wieder in unsere Balgsammlung setzen, Haare und Federn glatt kämmen, und wissenschaftliche Aufsätze über die Frage schreiben, wie die Thierchen aufzuleimen, in Fächern und Schächtelchen so unterzubringen seien, dass auch in der Aufstellung das gewonnene System so recht deutlich zu erkennen sei.

Auf Seite 6 heisst es dann ferner:

„In noch viel höherem Grade trifft das nun Gesagte bei einer zweiten Disciplin zu, ... ich meine die vergleichende Physiologie.“

Das soll denn doch wohl heissen: wenn schon vergleichende Anatomie, Embryologie und Histologie Fächer sind, welche wissenschaftlich betrieben, dem Anatomen oder der medicinischen Facultät gehören, so ist dies für die vergleichende Physiologie der Thiere in viel höherem Grade der Fall. Diese darf der Zoologe eben noch viel weniger treiben, als jene; es wird ihm höchstens gestattet sein (s. pag. 7) ein gewisses Interesse daran zu nehmen!

Die Güter sind also vertheilt. Hier der Zoologe inmitten seiner Schränke und im Bau seines Systems — dort der Anatom erdrückt von der Fülle wissenschaftlicher Entdeckungen, welche er kraft seines natürlichen Rechts auf Wissenschaft unfehlbar machen muss.

Nun folgt auf S. 7 ein Absatz, welcher sich direct an uns Zoologen wendet, diesen die Aufgabe stellt und ihnen sagt — da sie

es ja überhaupt kaum wissen oder doch in neuester Zeit offenbar vergessen haben, — was sie zu thun hätten, um ihrer Aufgabe gerecht zu werden und um nicht auf ihnen fremde Gebiete überzugreifen. Fast fühlten wir uns versucht, hierauf einzig durch den Hinweis auf ein derbes deutsches Sprichwort zu antworten. Es wird indessen immerhin von einigem Interesse sein, zu erfahren, wie sich denn heutzutage der Gründer einer Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie die Rolle eines wissenschaftlichen Zoologen denkt. Lesen wir also auf S. 7 weiter:

„In erster Linie hat die Zoologie die Systematik . . . . . als Gegenstand der Erkenntniss und der Forschung und wenn man auch von den Vorständen kleinerer Museen . . . . . nicht verlangen kann, dass sie das gesammte Thierreich systematisch bearbeiten, so sind doch auch für sie Specialuntersuchungen . . . . . nicht mit grösseren Schwierigkeiten verknüpft und werden auch von fast allen Zoologen ausgeführt, selbst von solchen, die systematischen Arbeiten weniger freundlich gegenüberstehen. Und mit Recht, denn **nur der Zoologe,** der auf diesem Gebiete thätig war, ist voll berechtigt und befähigt, wissenschaftliche Zoologie zu treiben und zu fördern, welche als das Endziel seiner Forschungen anzusehen ist.“

War denn aber nicht früher die Zoologie eine solche, rein auf das System gerichtete Wissenschaft? Und warum denn lagerten sich in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie vorzugsweise Arbeiten aus denjenigen Fächern ab, welche heute der Gründer dieser Zeitschrift, als dem Mediciner gehörig, dem Zoologen entreissen will? Wir verstehen diese Widersprüche nicht; das bekennen wir gern. Und ebensowenig begreifen wir jenen Satz, welcher des Anatomen Unterweisung an den Zoologen über des Letzteren allgemeine und specielle Aufgaben schliesst und den wir hier zum Schluss noch herstellen wollen.

„Will der Zoologe allen an ihn zu stellenden Forderungen gerecht werden, will er das ungeheure Gebiet der lebenden und ausgestorbenen Thierwelt nach ihren äusseren Characteren, ihren Lebensbedingungen und ihrer gesammten Organisation erkennen und die allgemeinen Gestaltungsgesetze für dieselben ableiten, anerkennt derselbe zugleich die Forderung als berechtigt, dass er seine Kenntnisse auch andern nutzbringend zu verwerthen habe, so bleibt ihm offenbar keine Musse, um auch die Seiten speciell zu pflegen, die wir oben als die dem Anatomen und Physiologen näher stehenden bezeichneten, als da sind die vergleichende Anatomie, Histologie und Embryologie der höheren Thiere und die vergleichende Physiologie.“

Uns freilich wirbelts beim Lesen solches Satzes im Kopfe und wir begeben uns aller weiteren Bemühungen, herauszufinden, was

denn ihr Autor eigentlich mit ihm und mit der ganzen Rede gewollt. Wir Zoologen acceptiren gern die erste Hälfte des oben citirten Ausspruches und erkennen als unsere Verpflichtung an, dass unsere Aufgabe bestehe in der Ableitung allgemeiner Gestaltungsgesetze der Thiere durch Erforschung ihrer äusseren Charactere, ihrer Lebensbedingungen und ihrer gesammten Organisation. Wir anerkennen ebenso gern die Nothwendigkeit, durch unser Wissen andern Menschen Nutzen zu bringen, da wir dies überhaupt als eine moralische Pflicht jedes Einzelnen, gleichgültig welches Handwerks er sei, ansehen.

Wir protestiren aber mit grösster Entschiedenheit gegen den Versuch des Anatomen, unsere wissenschaftliche Thätigkeit und Aufgabe bestimmen zu wollen durch den Hinweis auf unsere Verpflichtung, den practischen Bedürfnissen der Menge entgegen zu kommen. Vielmehr sehen wir unsere practische Aufgabe vorzugsweise[1]) darin, die wissenschaftliche Ausbildung Derjenigen zu fördern, welche als Praktiker Bedürfniss nach einer solchen haben, da wir der Meinung sind, dass dem Praktiker selbst die Anwendung der aus den allgemeinen Gesetzen und der Erfahrung im practischen Leben sich ergebenden Regeln zur Ausführung zu überlassen sei und auch sehr wohl überlassen werden könne. Denn wir Forscher sind in der Regel recht schlechte Practiker; und die Verwaltungsbehörden unserer Zoologischen Gärten haben mit Recht die Verwaltung solcher Anlagen nicht den Forschern in die Hände gegeben.

Wir protestiren ebenso energisch gegen das Bemühen des Anatomen, unsere wissenschaftliche Thätigkeit einzuschränken, indem er uns gnädig die wirbellosen Thiere (und selbst auch diese nur mit gewissen Einschränkungen) überlässt, dem Anatomen und Mediciner aber die Wirbelthiere zum Eigenthum überweist. Eine derartige unlogische Vertheilung des Materials aus Zweckmässigkeitsgründen perhorresciren wir als absolut unwissenschaftlich und so weisen wir denn

[1]) So lange die jetzige schlechte und unwürdige medicinische Examensordnung bestehen bleibt, welche Botaniker und Zoologen jegliches Einflusses auf den Bildungsgang der Mediciner beraubt, werden diese ihren Anspruch auf Berücksichtigung ihrer vermeintlichen Bedürfnisse von Seiten der Zoologen doch wohl nur dort aufrecht erhalten können, wo sich der Zoologe in das, durch jene Examensordnung allmälig zu erreichende Dienstverhältniss der Zoologen zu der medicinischen Facultät, freiwillig ergiebt.

auch die in dem Schlusssatze des oben citirten Satzes auf pag. 8 enthaltene Unterstellung oder Andeutung, als seien vergleichende Anatomie, Histologie, Embryologie und Physiologie vorzugsweise medicinische Fächer, und nicht oder nur in geringem Grade nöthig bei Lösung der, dem Zoologen sogar von dem Anatomen selbst gestellten Aufgabe der Erforschung allgemeinster Gestaltungsgesetze, ohne Erörterung zurück, da Jedem einleuchten wird, dass Gesetze nur durch Forschung auf wissenschaftlichem Wege, d. h. also mit Benutzung alles einschlägigen Materiales gewonnen werden können. Die Wissenschaft lässt sich eben nicht vorschreiben, welcher Mittel zur Forschung sie sich bedienen solle; und die Zoologie unserer Zeit weigert sich, als würdiges Kind der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, im Bewusstsein ihrer jetzt erlangten Macht aufs Bestimmteste, diejenigen Fächer (vergl. Anat., Physiol. etc.) aufzugeben oder die Thätigkeit darin auch nur irgendwie einzuschränken, welche selbst dann absolut nothwendig für den Zoologen sind, wenn dieser mit unserem Anatomen als ausschliessliche Aufgabe des wissenschaftlichen Zoologen die Herstellung eines guten Systems des Thierreichs erblicken sollte.

Und nun zum Schlusse noch ein paar Worte zur Entgegnung auf eine Behauptung, welche oben nicht zurückgewiesen werden konnte.

Auf S. 3 der Rede steht der Satz:

„Dieser Einen Wissenschaft vom Menschen steht nun aber nicht einfach die Biologie der Thiere entgegen, vielmehr ist auch hier aus Zweckmässigkeitsrücksichten eine mehrfache Gliederung entstanden.

Diese Behauptung ist vollkommen falsch. Zweckmässigkeitsrücksichten haben mit der Entstehung der bestehenden Gliederung so wenig zu thun, wie der Hahn mit der Bildung des Eies. Sie ist einfach geschichtlich erwachsen, nicht aber mit bewusstem Ziele gemacht.

Zunächst ist es falsch, dass das, was immer in der Rede „Zoologie“ schlechthin genannt wird, durch Abgliederung von der Biologie der Thiere entstanden sei; sie ist eben nichts anderes, als ein Rest jener Gruppirung, welche früher als „Naturgeschichte“ bezeichnet wurde, und welche bei und in Folge steigender wissenschaftlicher Einsicht in ihre einzelnen, unserer jetzigen Auffassung nach hin-

reichend heterogenen Elemente zerfiel, um die Bezeichnung der einzelnen Fächer als gesonderter Wissenschaften zu rechtfertigen. Eine Biologie der Thiere aber — im allgemeineren, wie im engeren Sinne — gab es dazumal noch gar nicht. Vielmehr waren ihre Theile, also vergleichende Anatomie, Histologie, Embryologie und vergleichende Physiologie, so wenig von dem rein medicinischen Fach der menschlichen Anatomie gesondert, dass noch in dem dritten Jahrzehnt unseres Jahrhunderts einige derselben überhaupt nicht einmal dem Namen nach existirten.

Während nun aber Botanik, Geologie und Mineralogie sich gleich von vornherein mit ihrem gesammten Inhalt von der Naturgeschichte ablösten und auf solche Weise sofort lebensfähig, d. h. entwicklungsfähig wurden, konnte dies nicht mit dem Reste, der Zoologie, geschehen. Denn grade auch zu jener Zeit kam ihr durch die Entdeckungen der Reisenden eine solche Fülle selbst nur äusserlich schwer zu bewältigenden Materials entgegen, dass der Sammlungszoologe in seiner Befangenheit, erdrückt durch die Masse des Materials, zunächst nicht umhin konnte, seine Objecte nur im Sinne der alten Naturbeschreibung zu behandeln. So lange das so blieb, konnte die Medicin fortfahren, als scheinbar ihr allein gehöriges Eigentum die oft genannten Fächer zu behandeln, sie zu entwickeln und schliesslich sogar als eigentlich wissenschaftliche Zoologie jener andern Zoologie gegenüberzustellen, welche, ein Rest der Naturgeschichte, als Balgzoologie verspottet wurde. In jener Zeit konnte Carl Vogt den Ausspruch thun, wir Zoologen seien doch eigentlich nur verdorbene Mediciner.

So entstand jene Trennung, welche lange Zeit hindurch bestehen blieb, ohne zu einem Zwiespalt zwischen den beiden betheiligten Facultäten zu führen. Dieser bildete sich erst heraus, als die Balgzoologie ihren Werth zu verlieren begann und die Zoologie in richtiger Erkenntniss dessen, was ihr wissenschaftlich noch noth thue, auch die Biologie der Thiere (im Sinne Kölliker's) zu sich herüberzuziehen anfing. Denn während sie dadurch selbst etwas erstrebte, was sie noch nicht besass, doch aber zum Leben benöthigte, versuchte die Anatomie ihren, allerdings rechtmässig erworbenen Besitz in usurpirender Weise einseitig festzuhalten. Ein solcher Zwiespalt ist in gewissen Entwicklungsperioden nothwendig, und durchaus nicht immer zu beklagen, wie es der Verfasser der Rede zu thun scheint.

Man lasse doch die Geister auf einander platzen. Dann wird sich zeigen, ob der Zoologie neben dem unbestreitbaren Recht auch die Macht, verlorne Gebiete zu erobern, innewohnt oder nicht und ob die Anatomie das geschichtlich Erworbene noch länger festzuhalten im Stande ist. Die Anzeichen — so will es uns wenigstens scheinen — mehren sich, dass der Zoologie der Sieg verbleiben wird, wie man auch jetzt schon mitunter das Vogt'sche Wort umgekehrt zu hören bekommt: wer als Zoologe verdirbt, wird Mediciner. Die Lösung des Zwiespaltes aber wird nie und nimmer auf dem Wege erreicht werden, wie ihn unser Anatom zu beschreiten vorschlägt: durch künstliche Vertheilung des Inhalts unserer Zoologie. Thäte man dies dennoch, so würde man höchstens damit die Zoologie als Wissenschaft von unseren Universitäten verbannen. Eine, auch diesen letzteren nützende Lösung und Versöhnung wird unseres Erachtens erst dann eintreten können, wenn die jetzige Verquickung rein wissenschaftlicher Arbeit mit der Bethätigung rein praktischen Bedürfnisses aufgehoben und der Praktiker, behufs Gewinnung seiner ihm doch so nöthigen wissenschaftlichen Grundlage, zuerst zu dem eigentlichen Forscher, nachher aber erst zu dem, die Ergebnisse der Wissenschaft auf concrete Fälle anwendenden, Praktiker in die Schule geschickt werden wird.

Untersuchungen

über die

Varietätenbildung bei Branchiobdella varians.

Von

WALTER VOIGT.

Mit Tafel II—IV.

Die von Odier[1]) aufgestellte Art Branchiobdella astaci wurde durch Henle[2]) in zwei Arten getrennt, B. astaci und B. parasita, von denen erstere die kleinere ist und an den Kiemen vorkommt, letztere an der Aussenseite des Krebses lebt und neben ihrer beträchtlicheren Grösse „sich durch die Form des Kopfes auszeichnet, welcher viel breiter als der übrige Körper und fast kuglig ist." Dorner[3]) untersuchte beide Arten genauer und stellte eine Reihe von Unterscheidungs-Merkmalen auf (l. c. pag. 492), unter diesen als wichtigstes die Form der Kiefer: „B. parasita mit einem grossen mittleren und je 3 kleinen seitlichen Zähnen, B. astaci mit 2 grossen seitlichen und 4 kleineren mittleren Zähnen." Henle nimmt an, dass seine B. astaci mit derjenigen Odiers identisch ist, obwohl er angibt, dass die von ihm an den Kiemen gefundene B. astaci viel kleiner sei, als die, welche Odier beschreibt. Den Unterschied

[1]) Odier. Mémoire sur le Branchiobdelle, nouveau genre d'Annelides de la famille des Hirudinées. Mém. de la Soc. d'Hist. Nat. de Paris, T. I, 1823, p. 69.

[2]) Henle. Über die Gattung Branchiobdella. Arch. für Anat., Physiol. und wissenschaftl. Medicin. 1835, pag. 574.

[3]) Dorner. Über die Gattung Branchiobdella. Zeitschr. für wissensch. Zoologie, XV. Bd. 1865, pag. 464.

in der Gestalt der Kiefer beachtet er nicht weiter. Dorner dagegen hat es gemerkt, dass die Beschreibung, welche Odier gibt, nicht mit derjenigen stimmte, welche der von Henle an den Kiemen gefundenen gleich benannten Form entspricht: Odiers B. astaci hat zwei ungleich grosse Kiefer und keine Seitenzähnchen; auch erreicht sie eine Grösse von 5 bis 12 mm, während diejenige Form, welche Henle und Dorner B. astaci nennen, nur 3 bis 7 mm gross wird. Dorner nimmt an, dass Odier die beiden von Henle getrennten Formen mit einander verwechselte, und dass die Abbildung, welche Odier von den Kiefern und dem Receptaculum seminis gibt, darauf hindeuten, dass er B. parasita vor sich gehabt habe. Dass Odier seine B. astaci mit zwei ungleich grossen Kiefern abbildet, während die Kiefer der B. parasita gleich gross sind, hindert Dorner dabei nicht, Odiers Branchiobdella für B. parasita zu erklären.

Bei der von Dorner genauer durchgeführten Unterscheidung der beiden Arten blieb es dann, bis in letzter Zeit in schneller Folge eine Anzahl von Aufsätzen erschien, welche auf neue Beobachtungen gestützt, die Artenfrage von verschiedenen Seiten her wieder in Angriff nahmen. Im November 1882 erschien im Zoologischen Anzeiger eine Mitteilung von Whitman,[4]) worin dieser als B. pentodonta eine neue Art aufstellt, deren im Umriss fünfeckiger Kiefer nur 5 Spitzen zeigt (Taf. II, Fig. 12). Bei meinen histologischen Untersuchungen hatte ich nun bemerkt, dass die Kiefer in ihrer Form ziemlich stark variieren. Ich ergriff daher, ohnehin zu einer längeren Unterbrechung der Arbeit gezwungen, die Gelegenheit, um die Resultate meiner Beobachtungen in dieser Richtung zu veröffentlichen.[5]) Ich erklärte alle bisher beschriebenen Formen für blosse Varietäten und beschrieb, dass sich in der Form der Kiefer Übergänge zwischen var. pentodonta und parasita finden. Ausserdem machte ich darauf aufmerksam, dass man, falls die Kiefer als Haupt-Unterscheidungsmerkmal gelten sollten, noch eine vierte Form, nämlich diejenige, welche Odier als B. astaci abbildet, als Art aufstellen müsste.

[4]) Whitman. A new Species of Branchiobdella. Zool. Anzeiger, V. Jahrgang, Nr. 127, Nov. 1882.

[5]) Voigt. Die Varietäten der Branchiobdella astaci Odier. Zool. Anzeiger, VI. Jahrg., Nr. 133, März 1883.

Dies war inzwischen bereits durch Ostroumoff[6]) geschehen, der unter dem Namen B. astaci leptodactyli eine neue Art beschreibt, welche, wie ich später zeigen werde, mit der von Odier beschriebenen übereinstimmt, und die auch von Gruber als solche angesehen wird. Gruber,[7]) der bei Einsendung seines Aufsatzes ebensowenig Kenntnis von dem meinigen hatte, als ich denjenigen Ostroumoffs kannte, behandelt das gleiche Thema, kommt aber zu dem Resultat, dass er vier verschiedene Formen als vier getrennte Arten aufstellt. Nämlich 1. Branchiobdella astaci Odier, 2. B. parasita Henle, 3. B. pentodonta Whitman und 4. die von Henle und Dorner als B. astaci beschriebene unter dem neuen Namen B. hexodonta.[8]) In einer Nachschrift, die er nach der Veröffentlichung meines Artikels zufügte, gibt er die Unselbständigkeit der Art B. pentodonta zu, erhält aber die übrigen als selbständige Arten aufrecht. Obwohl ich nun, wie man aus dem weiteren Verlauf meiner Darstellung ersehen wird, auf Grund der eingehenderen Untersuchungen, die ich über diese Frage im Laufe des Jahres 1883 angestellt habe, die Ansicht aufrecht erhalte, dass wir es nur mit Varietäten zu thun haben, nehme ich aus praktischen Gründen doch gern die von Gruber festgesetzte Benennung an, denn die von ihm durchgeführte Unterscheidung der vier Formen trifft den wirklichen Sachverhalt sehr gut und gestattet uns, jede einzelne Varietät mit besonderem Namen zu belegen. Ich fasse nun infolgedessen, um jede Verwechslung der einzelnen Namen auszuschliessen, die Varietäten nicht mehr wie früher unter dem Namen Branchiobdella astaci zusammen, sondern möchte zu diesem Zweck die Bezeichnung B. varians vorschlagen.

Es behalten also, um dies noch einmal besonders hervorzuheben, ihren bisherigen Namen B. parasita Henle (Taf. III, Fig. 30) und B. pentodonta Whitman (Taf. II, Fig. 12). Dagegen wird diejenige Form, welche Henle und Dorner, verschiedene andere Beobachter

---

[6]) Ostroumoff. Über die Art der Gattung Branchiobdella Odier auf den Kiemen des Flusskrebses (Astacus leptodactylus). Zool. Anzeiger, VI. Jahrg., Nr. 131, Febr. 1883.

[7]) Gruber. Bemerkungen über die Gattung Branchiobdella. Zool. Anzeiger, VI. Jahrg. Nr. 138, Mai 1883.

[8]) Die Namen pentadonta Whitman und hexadonta Gruber habe ich mir erlaubt, in pentodonta und hexodonta zu verbessern.

nach ihnen, und ich selbst in meiner vorläufigen Mitteilung B. astaci genannt haben, von nun an B. hexodonta Gruber (Taf. II, Fig. 18) bezeichnet. Die alte von Odier zuerst beschriebene Form B. astaci (Taf. III, Fig. 35) endlich kommt als besondere vierte Varietät dazu, denn sie ist, wie dies Gruber richtig erkannt hat, und wie sich auch durch die Untersuchungen, auf die wir gleich näher eingehen werden, herausgestellt hat, den beiden anderen Hauptformen, B. parasita und hexodonta als gleichberechtigt zur Seite zu stellen. (Taf. III, Fig. 31—33.)

Zur besseren Orientierung für das Folgende muss ich hier gleich ein Resultut der Untersuchung vorausnehmen. Die vielfachen kleinen Abweichungen in der Form der Kiefer und anderer Organe, die ich an den Branchiobdellen der hiesigen Gegend fand, einerseits, und andererseits eine genauere Vergleichung der von den verschiedenen Beobachtern angegebenen Unterscheidungs-Merkmale, die sich nicht selten genau widersprechen, brachte mich auf den Gedanken, dass vielleicht nicht in allen Gegenden Deutschlands die gleichen Varietäten vorkämen, und dass die grosse Verwirrung in den Angaben der einzelnen Autoren hauptsächlich darauf beruhen möchte, dass sie verschiedene Varietäten vor Augen gehabt haben. Ich liess mir also von Angermünde Krebse schicken, um die an ihnen vorkommenden Varietäten mit den hiesigen zu vergleichen. Damit wurde nun auf einen Schlag die ganze Sache klar: die Varietät B. hexodonta, die ich an hiesigen Krebsen recht selten gefunden hatte, ist dort ganz häufig und die var. astaci, welche zu so vielen Verwechslungen Anlass gegeben hat, die in Süddeutschland gewöhnlichste Varietät, kommt dort gar nicht vor. Henle und Dorner kannten die von Odier beschriebene Form also gar nicht, und indem sie die in Frankreich, Süddeutschland und in Russland zumeist an den Kiemen des Krebses vorkommende grössere var. astaci mit der in Norddeutschland ebenfalls an den Kiemen sitzenden kleineren var. hexodonta oder mit der var. parasita, welche häufiger aussen am Krebs vorkommt, verwechselten (ersteres that Henle, letzteres Dorner), entstand die ganze Verwirrung. Dorner wirft Odier vor, er habe die verschiedenen Formen verwechselt, Odier hat aber jedenfalls nur var. astaci untersucht. Gruber, der abgesehen von manchen kleinen Irrtümern im einzelnen die Hauptsache, nämlich das Vorkommen von vier verschiedenen Formen, treffend hervorgehoben hat, richtet

denselben Vorwurf gegen Dorner: „er habe die verschiedenen Arten vermengt“. Dorner hat aber seine beiden Formen B. parasita und hexodonta soweit ganz richtig unterschieden, var. astaci aber natürlich gar nicht berücksichtigt, weil sie auf den von ihm untersuchten Krebsen nicht vorkam. An einer späteren Stelle kommt Gruber dem wahren Sachverhalt viel näher, wenn er sagt: „Ich kann daraufhin nur wiederholen, dass weder Dorner noch Henle die B. astaci Odier gekannt oder erkannt haben.“ Ersteres ist das Richtige, sie haben sie nicht gekannt, weil sie dort nicht vorhanden ist. Dadurch, dass man bei der Bestimmung der Tiere den Aufenthaltsort derselben in erster Linie mit in Rücksicht zog, musste man natürlich irre geführt werden: die norddeutschen Beobachter hatten als Kiemen-Parasiten B. hexodonta beschrieben, Gruber aber traf an den Kiemen der Krebse Süddeutschlands immer nur B. astaci, und weil es ihm auffiel, dass die von Dorner angegebenen Merkmale so wenig mit dem übereinstimmten, was er vorfand, suchte er den Grund in einer ungenauen Beschreibung oder Verwechslung von seiten Dorner's.

Wir wollen nun auf die Besprechung der einzelnen zur Unterscheidung der Varietäten herangezogenen Organe näher eingehen. Dabei will ich, um möglichste Klarheit in der so verwickelten Sache zu schaffen, soweit es die Kürze gestattet, im Wortlaut, jedem Abschnitt die von den einzelnen Beobachtern angegebenen Unterscheidungs-Merkmale voranstellen.

1. Kiefer.

B. astaci, Taf. II, Fig. 35. Odier: „L'oesophage est garnie supérieurement et inférieurement d'une dent ou mâchoire cornée noire; la supérieure qui est la plus grande, a à peu près la forme d'une triangle équilatéral, dont le sommet est dirigé en arrière. La mâchoire inférieure, de même forme que la supérieure, mais beaucoup plus petite et a peine visible à l'oeil nu, se trouve placée de la même manière.“

Ostroumoff: ‚Die Kauwerkzeuge bestehen bekanntlich aus zwei Kiefern, von denen der obere fast dreimal grösser als der untere ist. Bei den jüngeren Exemplaren ist die Basis des Kiefers kleiner als die Höhe desselben, bei den erwachsenen sind

beide Dimensionen gleich, indem der Kiefer ein annähernd gleichseitiges Dreieck darstellt und nur bei einigen die Basis die Höhe um etwa 0,02 mm übertrifft. Die Kiefer haben keine seitlichen Zähne.“

B. parasita, Taf. III, Fig. 30. Dorner: „Kiefer mit einem grossen mittleren und je drei kleineren seitlichen Zähnen. Die Form desselben ist die eines niedrigen gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis etwa doppelt so lang ist als die Höhe.

Gruber: „Wie Keferstein und Dorner dies beschreiben, fand auch ich die Kiefer bei einem alten Exemplar ohne die seitlichen Zähne.“

B. hexodonta, Taf II, Fig. 18. Dorner: „Kiefer mit zwei grossen seitlichen und vier kleineren mittleren Zähnen. Bei B. hexodonta möchte man die Form der Kiefer eher mit der eines Vierecks vergleichen.“

Whitman: „The jaws viewed from above or below are subcrescentic.“

B. pentodonta, Taf. II, Fig. 12. Whitman: „The new species has five denticles on each jaw (1 large median, 1 somewhat smaller lateral and 1 still smaller intermediate on each side). The jaw is about twice as wide as long, but the large median denticle gives it a pentagonal form.“

Mit vollem Recht haben alle Beobachter die Kiefer als das sicherste und am meisten in die Augen fallende Kennzeichen allen übrigen vorangestellt, und ich habe deshalb auch das, was die einzelnen Autoren in betreff der Gestalt der Kiefer anführen, hier ausführlich wiedergegeben, um vor allem jeden Zweifel darüber auszuschliessen, dass die Varietäten, die von den einzelnen Beobachtern beschrieben worden sind, und welche von Gruber in seinem oben erwähnten Artikel zusammengestellt wurden, wirklich mit denen übereinstimmen, welche ich hier in Würzburg gefunden und auf Tafel II. und III. abgebildet habe. Betreffs dieser Abbildungen muss ich darauf hinweisen, dass sie sämtlich bei gleicher Vergrösserung mit Hilfe des Zeichenapparates angefertigt sind; denn dies ist unbedingt erforderlich, um eine richtige Vorstellung von den wirklich vorhandenen Verschiedenheiten zu bekommen. Die von Gruber am angeführten Orte Seite 245 zusammengestellten Abbildungen der Kiefer

gestatten dagegen bezüglich der Grössenverhältnisse keine direkte Vergleichung unter einander, es kam aber auch Gruber an jener Stelle nur darauf an, die Übereinstimmung in der Form der Kiefer zwischen seinen Zeichnungen und denen früherer Beobachter darzuthun.

Da besonders bei älteren Branchiobdellen die Durchsichtigkeit des Kopfes nicht so gross ist, dass man feinere Einzelheiten in betreff der Seitenzähnchen der Kiefer am lebenden Tier prüfen kann, andererseits aber das Herauspräparieren der Kiefer mittelst feiner Nadeln nicht die sichere Gewähr bietet, dieselben unverletzt zu erhalten, so kam es mir sehr erwünscht, als ich bei Gelegenheit eingehender Untersuchungen über die Struktur der Cuticula, über welche in einer späteren Arbeit berichtet werden soll, durch Zufall ein Mittel fand, welches uns instandsetzt, die Cuticula des ganzen Tieres, also auch die des Schlundes mit den anhängenden Kiefern, in ebenso einfacher als bequemer Weise vom Tiere abzulösen. Man hat dazu weiter nichts nötig, als die zu untersuchenden Exemplare in ein leeres Uhrschälchen zu setzen bis sie eingetrocknet sind, und sie dann wieder mit Wasser zu übergiessen. Dann löst sich nach kurzer Zeit durch Mazeration die Cuticula vom Tiere ab und dehnt sich auf ihren früheren Umfang aus, sodass das eingeschrumpfte Tier dann wie in einem weiten Sack eingeschlossen ist, den man bloss mit einer feinen Schere in der Mitte zu durchschneiden braucht, um das Tier selbst durch gelinden Druck mittelst eines Pinsels aus ihm zu entfernen, und die ganze Cuticula mit den anhängenden Kiefern zur Untersuchung vor sich zu haben.

Ehe wir nun auf die Einzelheiten eingehen, muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass die vier als besondere Arten aufgestellten Formen von Branchiobdella eine ganz verschiedene Grösse erreichen. B. astaci wird etwa 12 mm, B. parasita 10, B. hexodonta 6 und B. pentodonta etwa 4 mm gross. Danach richtet sich die Grösse der Kiefer am ausgebildeten Tier.

Vergleichen wir nun zunächst die oben angeführten Angaben von Odier und Ostroumoff über die Kiefer von B. astaci, so sehen wir, dass Gruber völlig Recht hat, wenn er behauptet, dass beide dasselbe Tier beschrieben haben. Wenn aber Ostroumoff dennoch seiner Form einen besonderen Namen, B. astaci leptodactyli gab, so kommt dies daher, dass er bei der Bestimmung Dorners Arbeit zu Grunde legte, wo var. hexodonta unter dem falschen Namen

B. astaci beschrieben ist. Es ist Ostroumoff allerdings nicht entgangen, dass die Angaben von Dorner und Odier nicht übereinstimmen, er hält sich aber an die Beschreibung Dorners und konnte so nicht darauf kommen, das Odiers B. astaci dieselbe ist, welche er in Russland wiederfand.

Was nun nach den Angaben von Odier und Ostroumoff, denen sich die von Gruber genau anschliessen, die Kiefer der B. astaci vor denen der übrigen Varietäten vor allem auszeichnet, ist ihre verschiedene Grösse und das Fehlen seitlicher Zähnchen. Ersteres ist nach dem, was ich gefunden habe, unbedingt richtig, indem der Oberkiefer von der Basis zur Spitze gemessen beim erwachsenen Tier meist dreimal so lang ist, als der Unterkiefer. Letzteres kann ich jedoch nicht ohne weiteres zugeben. Seitliche, am Rande frei hervorstehende Zähnchen sind freilich nicht zu sehen, aber sie sind doch vorhanden und bloss durch einen weiter unten näher zu beschreibenden Wachstumsprocess der Papille, welche die Kiefer abscheidet, vom Rande derselben nach der dem Lumen des Schlundes zugewandten Fläche verschoben. Dort finden sich, von den bisherigen Beobachtern übersehen, bei jüngeren Tieren aber oft sehr deutlich bemerkbar, eine Anzahl runder scharf umrandeter Stellen, die sich in Färbung und Lichtbrechungsvermögen deutlich von dem übrigen Kiefer abheben (Taf. II, Fig. 2 bis 5). Es sind Verdickungen der Cuticularsubstanz, deren Natur als Zähnchen man allerdings nur mit einiger Mühe nachweisen kann, indem man versuchen muss, ein sehr durchsichtiges junges Tier durch Verschieben des Deckgläschens in eine solche Lage zu bringen, dass man die Zähnchen im Profil sieht, oder indem man, wie oben beschrieben, die Cuticula vom Tier ablöst und sie so lange hin und her schiebt bis der Kiefer auf die Kante zu stehen kommt. Dabei sieht man denn, dass die Zähnchen nicht, wie es bei B. parasita und den übrigen der Fall ist, mit ihren Spitzen nach hinten gerichtet sind, sondern dass sie senkrecht zur Fläche des Kiefers stehen. Deshalb erscheint ihr Umriss rund und nicht zugespitzt, wenn man den ganzen Kiefer von oben oder unten betrachtet. Wenn auch die Zähnchen bloss an durchsichtigen Kiefern junger Tiere deutlich zu sehen sind, so scheinen sie doch jedenfalls fast allgemein vorhanden zu sein, denn auch an undurchsichtigen Kiefern junger Tiere habe ich sie hin und wieder in der Profillage des Kiefers erkennen können, und selbst bei einem erwachsenen

Tier gelang es mir, wenigstens am Unterkiefer ihre Anwesenheit festzustellen. Ihre Anzahl variiert ziemlich stark und es zeigen sich nicht selten Unregelmässigkeiten, indem auf der einen Seite eine grössere Anzahl vorhanden ist, wie auf der anderen. Fast überall kann man deutlich eine Anzahl grösserer, der Basis des Kiefers näher stehender von einer Anzahl kleinerer, der Spitze desselben genäherter unterscheiden, und meist steht die Reihe der letzteren so, dass sie nicht die direkte Fortsetzung der oberen Reihe bildet. (Fig. 3.)

Die Kiefer der Varietäten mit am Rande vortretenden Seitenzähnchen gehören, wie man aus den oben zusammengestellten Angaben der Autoren ersieht, erstens der B. parasita an: 1 grosses mittleres, 3 kleinere seitliche jederseits (Fig. 30); zweitens der B. pentodonta 1 mittleres, 2 seitliche (Fig. 12) und drittens der B. hexodonta (Fig. 17) 1 grösseres Zähnchen jederseits, dazwischen im Oberkiefer 4, im Unterkiefer 3 kleinere. So habe ich es wenigstens stets gefunden, während nach Dorner die Anzahl der mittleren Zähnchen in beiden Kiefern gleich sein soll.

Ein Blick auf die Abbildungen unserer Tafel II. zeigt nun, dass in der Anzahl der Seitenzähnchen doch allerlei Abweichungen von den gewöhnlichen oben angeführten Formen vorkommen. Ich will mich nicht auf eine weitläufige Beschreibung der Einzelheiten einlassen, sondern lieber Zahnformeln aufstellen, die in einfacherer Weise eine Übersicht ermöglichen werden. Bezeichnen wir mit einer grossen **1** das am weitesten hervorstehende Zähnchen, bei B. parasita und pentodonta das mittlere, bei B. hexodonta jedes der beiden seitlichen, geben dann die Anzahl der kleinen Zähnchen durch daneben gestellte kleinere Zahlen an, so erhalten wir als Formeln für die drei Hauptformen:

B. parasita: $\frac{{}_{3}1{}_{3}}{{}_{3}1{}_{3}}$ pentodonta: $\frac{{}_{2}1{}_{2}}{{}_{2}1{}_{2}}$ hexodonta: $\frac{1{}_{4}1}{1{}_{3}1}$.

Werden nun die von mir gefundenen Abweichungen auf gleiche Weise bezeichnet und nach der Anzahl der Zähnchen im Oberkiefer geordnet, so erhält man folgende Reihe:

1. $\frac{{}_{4}1{}_{4}}{{}_{4}1{}_{4}}$. 2. $\frac{{}_{4}1{}_{3}}{{}_{3}1{}_{3}}$. 3. $\frac{{}_{3}1{}_{3}}{{}_{4}1{}_{3}}$. 4. $\frac{{}_{3}1{}_{3}}{{}_{3}1{}_{3}}$. 5. $\frac{{}_{3}1{}_{3}}{{}_{3}1{}_{2}}$.

6. $\frac{{}_{3}1{}_{2}}{{}_{3}1{}_{3}}$. 7. $\frac{{}_{3}1{}_{2}}{{}_{3}1{}_{2}}$. 8. $\frac{{}_{3}1{}_{2}}{{}_{2}1{}_{3}}$. 9. $\frac{{}_{3}1{}_{2}}{{}_{2}1{}_{2}}$. 10. $\frac{{}_{3}1{}_{1}}{{}_{3}1{}_{2}}$.

11. $\frac{{}_{3}1{}_{1}}{{}_{2}1{}_{2}}$. 12. $\frac{{}_{3}1{}_{0}}{{}_{2}1{}_{2}}$. 13. $\frac{{}_{2}1{}_{2}}{{}_{2}1{}_{2}}$. 14. $\frac{1{}_{4}1}{1{}_{3}1}$. 15. $\frac{1{}_{3}1}{1{}_{3}1}$.

Dazu habe ich folgende Anmerkungen zu machen:

1. Dass, wie unter Nr. 2 und 3 angeführt ist, das eine Mal die vier Zähnchen im Oberkiefer, das andere Mal im Unterkiefer sich befanden, liess sich leicht durch die Lage der Kiefer zum Schlundring konstatieren, dessen dorsale und ventrale Hälfte deutlich und sicher zu unterscheiden sind; ausserdem ist auch der Oberkiefer gewöhnlich etwas grösser, als der Unterkiefer. Das Gleiche gilt bezüglich Nr. 5 und 6 und anderer.

2. Es ist in obiger Zusammenstellung nicht darauf Rücksicht genommen und ist auch für unseren Zweck ganz gleichgültig, ob die überzähligen Zähnchen auf der rechten oder linken Seite des Kiefers sich befanden, dagegen wurde mit Sicherheit festgestellt, dass bezüglich Nr. 7 und 8 die überzähligen Zähnchen das eine Mal auf derselben Seite, das andere Mal auf verschiedenen Seiten standen.

Drittens ist unter Nr. 12 im Oberkiefer angegeben, dass auf der einen Seite kein Zähnchen vorhanden war, während bei stärkerer Vergrösserung ein allerdings höchst schwaches Rudiment eines Zähnchens zu erkennen war. Dies beweist uns, dass im Oberkiefer nicht etwa die fehlenden Zähnchen ausgebrochen waren. Man könnte mir ja einwerfen, dass ein grosser Teil der oben angeführten unsymmetrischen Kiefer so entstanden wäre, dass das junge Tier, wenn es anfängt, seine Kiefern zu benutzen, sich leicht einige Zähnchen ausbricht, und ich kann bestätigen, dass man hin und wieder Kiefer findet, an denen man deutlich erkennt, dass eine Verletzung stattgefunden hat. Diese Möglichkeit liegt um so näher, als gewisse ganz kleine, wohl meist der var. pentodonta zugehörige Formen vorkommen, wo die Kiefer beim eben ausgekrochenen Tier noch aus einzelnen von einander getrennten Spitzchen bestehen (Fig. 23). Es sind dann aber meist die mehr vorstehenden mittleren Zähnchen, welche beschädigt sind. Solche Fälle aber, wo eine wirkliche Verletzung nachzuweisen war, habe ich natürlich von obiger Zusammenstellung ausgeschlossen. Dass dies verhältnismässig nur selten vorkommt, liegt daran, dass, wie wir bei Beschreibung der Lebensweise und speciell der Nahrung sehen werden, die jungen Tiere in der ersten Lebensperiode ihre Kiefer überhaupt gar nicht zum Anbeissen der Kiemen oder anderer Körperteile des Krebses benutzen, weil sie anfangs sich von dem dünnen Schleim nähren, der sich an

der Oberfläche des Krebses und besonders in den Gelenken zwischen den einzelnen Gliedern ansammelt. Übrigens handelt es sich, wie wir bald sehen werden, für unsere weitere Betrachtung gar nicht um die Formen mit fehlenden, sondern um die mit überzähligen Zähnchen, ich habe die ersteren bloss der Vollständigkeit halber mit aufgenommen. Die verschiedene Grösse der in Fig. 1 bis 17 zusammengestellten Kiefer junger Tiere beruht hauptsächlich auf der ungleichen Grösse, welche die einzelnen Varietäten beim Ausschlüpfen aus dem Cocon haben, worauf wir später näher eingehen werden.

Es könnten aber schliesslich die oben aufgeführten Fälle auch blosse Abnormitäten sein, die im Grunde gar keiner besonderen Beachtung wert wären. Um diese Vermutung zurückzuweisen, musste ich näher auf die Sache eingehen, denn es musste mit Sicherheit festgestellt werden, ob jene Abweichungen von der regelmässigen Form nur höchst selten und zufällig auftretende Erscheinungen wären — dann hätten sie eben nicht viel zu bedeuten gehabt — oder ob sie doch häufiger vorkommen und als wirkliche Übergangsformen betrachtet werden dürfen. Zu diesem Zweck entschloss ich mich denn, über die Verbreitung und die Häufigkeit der einzelnen Formen statistisches Material zu sammeln, und führte dies in der Weise aus, dass ich hin und wieder einen Krebs vornahm, um alle an ihm gefundenen Branchiobdellen nach Varietäten und die einzelnen Exemplare wieder der Grösse nach gesondert zu notieren. Die Resultate habe ich in Tabelle I und II, S. 88—90 zusammengestellt. Dieselben enthalten in jeder Horizontalreihe hinter der laufenden Nummer für den untersuchten Krebs in den betreffenden Rubriken die Anzahl der Tiere eingetragen, die sich an ihm vorfanden, und zwar wurde bei jeder Varietät ein Unterschied gemacht zwischen kleinen Tieren, bis etwa 3 mm, mittleren, etwa 3 bis 6 mm und grossen Tieren, etwa 6 bis 10 mm lang. Die vierte senkrechte Spalte innerhalb jeder Kolumne bringt die Quersumme aus den drei voranstehenden, giebt also an, wieviel Exemplare derselben Varietät vorhanden waren, während unter B. varians in der letzten Kolumne die Gesamtsumme aller überhaupt an dem Krebse sitzenden Branchiobdellen angegeben ist. Man wird nicht alle oben, Seite 49, angeführten Varianten in den Tabellen aufgezeichnet finden, weil dieselben nur einen Teil des von mir beobachteten Materials enthalten. Bei Untersuchungen über die Entwickelung der Geschlechtsorgane, die ich gleichzeitig führte,

habe ich noch Hunderte junge Tiere unter dem Mikroskop gehabt und dabei auch Notizen über das gemacht, was mir zufällig in betreff der Kiefer aufgefallen ist.

Als Resultat der statistischen Erhebungen ergiebt sich nun, dass die meisten oben aufgeführten unregelmässig gebildeten Kiefer nur je ein Mal gefunden wurden. Aber eine abnorm gebildete Varietät ist darunter, welche sich verhältnismässig häufig findet, ja die ich an den untersuchten Krebsen sogar noch häufiger fand, als Whitmans B. pentodonta, es ist die oben unter Nr. 9 aufgeführte Form mit den Kiefern $\frac{3\,1\,2}{2\,1\,2}$. Weil ich dieselbe in der Folge noch häufig werde zu erwähnen haben, und um sie in der Tabelle unter einer gesonderten Rubrik unterzubringen, habe ich für dieselbe den Namen var. heterodonta gewählt. Ich brauche wohl kaum zu bemerken, dass ich damit nicht etwa noch eine neue, den übrigen gleichwertige Varietät aufstellen will, sondern einen besonderen Namen bloss zum Zweck einer präciseren Darstellung gewählt habe, um diese eine Übergangsform von den übrigen nur vereinzelt vorkommenden besonders herauszuheben. In der Tabelle I. finden sich B. pentodonta und heterodonta zufällig in genau gleicher Anzahl, 21mal. In der zweiten Tabelle dagegen überwiegt die Anzahl der letzteren diejenige der var. pentodonta ganz bedeutend. Es kann auch immerhin ein Zufall sein, dass an den von mir untersuchten Krebsen von Angermünde gerade viele B. heterodonta sassen, und dass eigentlich B. pentodonta häufiger ist; soviel sehen wir aber aus den Tabellen, dass diese neue Form jedenfalls ein Faktor ist, mit dem wir zu rechnen haben, wenn wir das Verhältnis der einzelnen Varietäten zu einander richtig verstehen wollen.

An den Krebsen vom Steigerwald fanden sich nun noch frisch ausgekrochene Branchiobdellen, bei welchen die Zähnchen noch vollständig von einander getrennt waren, die ganze Papille selbst also noch fast gar keine Cuticularsubstanz abgeschieden hatte, in ziemlicher Anzahl. Sie sind in einer besonderen Kolumne der Tabelle I. als embryonale Formen verzeichnet. An den Krebsen von Angermünde (Tabelle II.) fanden sich dieselben nicht. Diese Formen gehören, wie ich mich überzeugt habe, hauptsächlich zu var. pentodonta und heterodonta. Man kann sich nicht leicht Klarheit hierüber verschaffen, weil die feinen Spitzchen schwer alle zu sehen sind, wenn

man das junge Tier frei beweglich unter dem Deckgläschen vor sich hat, sich aber leicht durcheinander schieben, wenn man mit dem Deckgläschen einen Druck ausübt.

In der untersten Horizontalreihe der beiden Tabellen habe ich die Summe von allen darüber verzeichneten Zahlen gezogen, der Procentsatz der einzelnen Varietäten zu einander, der sich daraus ergiebt, stellt sich wie folgt:

	Steigerwald.	Angermünde.
B. astaci	65%	0%
B. parasita	12	21
B. hexodonta	1	54
B. pentodonta	4	6
B. heterodonta	4	18
Abweichende Formen	1	1
Embryonale Formen	13	0
	100%	100%

Diese Procent-Zahlen sollen nun durchaus nicht etwa angeben, in welchem Verhältnis die einzelnen Varietäten in Norddeutschland und in Süddeutschland überhaupt verbreitet sind, sondern sie sollen uns nur ungefähr einen Anhalt geben, wie sich das Verhältnis der einzelnen Varietäten zu einander und der unregelmässig gebildeten Formen den regelmässig gebildeten gegenüber etwa herausstellt. Wir begnügen uns mit dem Resultat, dass an den Krebsen vom Steigerwald B. astaci die am gewöhnlichsten vorkommende Varietät ist und B. hexodonta nur vereinzelt anzutreffen ist, an den Krebsen von Angermünde aber umgekehrt B. astaci überhaupt nicht anzutreffen ist und B. hexodonta die am zahlreichsten vertretene Varietät bildet; und dass endlich die als var. heterodonta bezeichneten abnorm gebildeten Formen so häufig vorkommen, dass sie mit den schwächer vertretenen Formen an Zahl konkurrieren. Eine Abnormität aber, die so häufig vorkommt, kann nicht rein zufällig sein, sondern muss irgend eine Bedeutung haben. Sie beweist uns, dass B. parasita und B. pentodonta doch durch Übergangsformen verbunden und keine sich völlig getrennt fortpflanzende Arten sind. Wir werden hierauf zurückkommen, wenn wir nach Untersuchung der Dissepimente ein Mittel gefunden haben, das Verhältnis der einzelnen Formen zu einander noch schärfer festzustellen, als uns dies durch die Kiefer

allein möglich ist, und gehen jetzt zunächst auf die Frage ein, ob sich nicht, nachdem wir einmal eine gewisse Variabilität in der Anzahl der Seitenzähnchen festgestellt haben, auch in Bezug auf ihre Anordnung und die Form des ganzen Kiefers ein solcher Zusammenhang nachweisen lässt, dass wir sie durch geringe Modifikationen aus einer bestimmten Grundform ableiten können. Dazu müssen wir die Entstehung des Kiefers näher untersuchen.

Bei allen den verschiedenen Varietäten bilden sich dieselben als Cuticular-Abscheidungen über einer kleinen Papille, deren Zellen sich von den sonst den Schlund auskleidenden Zellen nur durch ihre Grösse unterscheiden. Fig 24, Taf. III. gibt uns den Sagittalschnitt durch den Kiefer einer, kurze Zeit vor dem Auskriechen aus dem Cocon genommenen B. astaci, Fig. 26 den eines ebensolchen erwachsenen Tieres. Wir sehen, dass anfangs die Cuticularsubstanz über der Papille kaum merklich stärker ist, als die Cuticula, welche den ganzen Schlund auskleidet. Erst allmählich, indem sich von unten her immer neue Schichten ansetzen, wird der Kiefer dicker und setzt sich schärfer gegen die übrige Cuticula ab, von der er sich dann auch durch seine braune Färbung unterscheidet, während er bei ganz jungen Tieren oft völlig farblos ist. Die Zellen, welche den Kiefer abscheiden, zeigen sich nicht scharf von den zunächst liegenden, die bloss die einfache Cuticula des Schlundes secernieren, getrennt. Fig. 26 zeigt uns auch noch hinter der Spitze des Kiefers eine Anzahl grösserer Zellen, die keine dickere Cuticularschicht abgeschieden haben, obwohl sie die sonst als Matrix der Cuticula fungierenden Zellen ebenso an Grösse übertreffen, wie die der Papille selbst. Auch im Querschnitt durch den Kiefer einer jungen B. parasita Fig. 25 (in der Gegend geführt, die am Längsschnitt durch den Kiefer der jungen B. astaci mit einem Pfeil bezeichnet ist,) sehen wir, dass eine scharfe Grenze zwischen den Zellen, welche die Matrix des Kiefers bilden, und den übrigen nicht existiert. Danach hat es nichts Auffallendes, wenn wir hin und wieder, besonders häufig bei B. parasita, finden, dass auch noch neben dem Kiefer in der Nähe der freistehenden Spitze (Taf. III, Fig. 27, *cs*) oder auch in seinem ganzen Umfang (Fig. 28, *cs*) dickere Cuticularsubstanz abgeschieden ist, die sich aber gewöhnlich durch hellere Färbung und etwas körnige Beschaffenheit von der Substanz des eigentlichen Kiefers unterscheidet. Auch bei älteren Exemplaren von B. hexodonta

(Fig. 18) sind die mittleren Zähnchen oft vom unteren Rande des Kiefers etwas entfernt, indem die benachbarten Zellen in ähnlicher Weise sich an der Secretion beteiligen. In Figur 27, einem samt der Cuticula vom Tier abgelösten Kiefer, sehen wir, dass die Cuticula innig mit dem Kiefer zusammenhängt; die feinen Rillen, welche von der Spitze zur Basis des Kiefers laufen und in der Zeichnung durch feine Striche dargestellt sind, setzen sich noch ein Stück weit auf die Cuticula fort.

Die Seitenzähnchen nun sind als Cuticularabscheidung auf je einer einzelnen Zelle entstanden, welche mit ihrem nach auswärts gerichteten Ende über die benachbarten Zellen etwas hervorragt. Beim weiteren Wachstum des Kiefers werden die Zähnchen dadurch, dass zwischen ihnen und der grossen Papille des ganzen Kiefers immer mehr Cuticularsubstanz abgeschieden wird, von ihren kleinen Papillen weit abgehoben. Sie behalten ihre ursprüngliche Grösse und gegenseitige Stellung, während der ganze Kiefer an seiner Basis immer weiter wächst, sodass die Zähnchen, welche beim jungen Tier bis nahe an die Basis heranstehen, später beim erwachsenen Tier ein beträchtliches Stück von ihr entfernt sind. (z. B. Fig. 6 u. 30.)

Was die Anordnung der Zähnchen bei den verschiedenen Varietäten betrifft, so kommt dabei erstens ihre Lage zum Rande des Kiefers und zweitens die gegenseitige Stellung beider Reihen zu einander in Betracht. B. astaci allein zeigt dieselben weiter vom Rande abgerückt, bei den anderen stehen sie mehr oder weniger deutlich am Rande vor. Der Unterschied in der Anordnung bei den einzelnen Varietäten ergibt sich aus der folgenden Zusammenstellung.

Die Verbindungslinie der Zähnchen einer Seite bildet mit derjenigen der anderen bei

B. astaci einen spitzen Winkel, Fig. 2.
B. parasita einen spitzen Winkel, Fig. 6.
B. pentodonta einen stumpfen Winkel, Fig. 12 oder gestreckten, Fig. 13.
B. hexodonta einen gestreckten Winkel, Fig. 17 oder convexen Winkel, Fig. 16.

Man ersieht daraus, dass zwischen den einzelnen Varietäten in der Reihenfolge, wie ich sie oben zusammengestellt habe, ein Übergang vorhanden ist. Mit dieser Veränderung in der Stellung der beiderseitigen Zähnchen zu einander hält eine Veränderung in

der Form der Papillen resp. der von diesen abgeschiedenen Kiefer gleichen Schritt, und dies ist ganz natürlich, weil die Stellung der Zähnchen durch die Gestaltung der Papille bestimmt wird. Das Schema, Taf. III. Fig. 34, soll uns erklären, wie die drei am meisten von einander abweichenden Formen, B. astaci, parasita und hexodonta, auseinander abzuleiten sind. Der Umfang der Papille ist durch die stärkere Linie angegeben, und der ganze Unterschied in der Anordnung der Seitenzähnchen besteht nun darin, dass von B. parasita ausgehend nach der einen Seite hin (B. astaci) sich die Papille stärker entwickelt hat, und bei ihrem Wachstum die anfänglich am Rande stehenden Zähnchen nach der Fläche des Kiefers verschoben und rudimentär wurden, während nach der anderen Seite hin (B. hexodonta), indem die Papille immer stumpfer und schmäler wurde, schliesslich die Spitze derselben, welche bei B. parasita das mittelste Zähnchen trägt, ganz verschwand, und die Zähnchen beider Reihen in der Mitte zusammentrafen. Der Unterkiefer der B. hexodonta mit bloss 3 mittleren Zähnchen wird durch Ausfall eines derselben entstanden sein, und kann vielleicht der Oberkiefer in Fig. 16 zur Bestätigung dieses Vorgangs herangezogen werden, wo wir eins der mittleren Zähnchen auffallend kleiner finden, und unsere Formel Nr. 15, pag. 49 weist uns denn auch einen solchen auf, wo dieses Zähnchen ganz ausgefallen ist.

Dass bei B. parasita hin und wieder Kiefer vorkommen, wo durch stärkeres Wachstum am Rand der Papille die Zähnchen etwas nach innen verschoben werden, zeigt Fig. 6. Sie deutet uns an, wie jene der B. astaci ihre Lage verändert haben. Vergleichen wir die Entfernung der beiderseitigen Zähnchenreihen bei B. astaci, Fig. 2 bis 5, und parasita, Fig. 6 bis 9, so sehen wir, dass dieselbe bei beiden Formen die gleiche ist. Bei B. astaci sind gleichzeitig mit dem Grösserwerden der ganzen Papille auch mehr kleinere Papillen für die Seitenzähnchen entstanden. Die Formeln Nr. 1 bis 3, pag. 49 zeigen, dass auch bei B. parasita eine Vermehrung der Zähnchen mitunter statthat. Bei dem unter Nr. 1 aufgeführten Kiefer war jederseits das vierte Zähnchen, welches der Spitze des Kiefers zunächst stand, bedeutend kleiner, als die anderen, und erinnerte so an die kleineren Zähnchen, welche bei B. astaci der Spitze des Kiefers näher stehen.

Eine allmähliche Abnutzung der Seitenzähnchen bei alten Tieren

von B. parasita, wie sie von Dorner behauptet wird, scheint nicht, oder doch nur selten vorzukommen. Die Abscheidung von Cuticularsubstanz um den Kiefer herum und ausserdem die Verschiebung der Zähnchen vom Rande nach der Fläche, wie sie mitunter vorkommt, zeigen sich häufig als der eigentliche Grund, dass man dieselben nicht sieht, denn in schräger Lage des Kiefers sind sie in diesen Fällen doch oft noch nachzuweisen. Es kommen aber auch wirklich Formen ohne Seitenzähnchen vor, selbst bei ganz jungen Tieren. Es liess sich in letzterem Falle jedoch nicht feststellen, ob die Zähnchen etwa rudimentär und wie bei B. astaci nach der Fläche des Kiefers verschoben waren.

Trotz dieser durch die rudimentären Zähnchen der B. astaci einerseits und die überzähligen der B. parasita andererseits gegebenen Andeutung eines Übergangs zwischen beiden Formen muss ich doch hervorheben, dass ein deutlicher Unterschied in dem Grössenverhältnis der beiden Kiefer vorhanden ist, B. parasita hat immer gleich grosse, B. astaci stets verschieden grosse Kiefer.

Die Veränderung in der Gestalt des ganzen Kiefers, den Uebergang von einer dreieckigen, spitzen, zu einer schmalen, viereckigen Form können wir in der zusammengehörigen Varietätengruppe B. parasita-heterodonta-pentodonta, Fig. 6 bis 14, verfolgen. Wenn zwischen Fig. 9 und 10 der Tafel II. ein unvermittelter Sprung wahrzunehmen ist, so liegt dies bloss daran, dass ich in der letzten Zeit keine Kiefer von B. parasita mit weit am Rande vorstehenden Zähnchen, welche ich früher abzubilden versäumt hatte, mehr fand; ich kann aber versichern, dass die scheinbare Lücke nicht vorhanden ist. Auch giebt uns Dorner die Abbildung eines solchen hier fehlenden Kiefers (Taf. 36, Fig. 26, l. cit.). Fig. 14, der Kiefer einer B. pentodonta, unterscheidet sich wenig von Fig. 15, welche den einer B. hexodonta vorstellt. Trotzdem dürfen wir aber nicht, wie ich selbst dies früher gethan habe, annehmen, dass letztere aus der B. pentodonta sich herausgebildet hat, denn eine Untersuchung der Dissepimente beider Tiere wird uns eine Verschiedenheit zwischen B. pentodonta und hexodonta zeigen, welche nicht gestattet, sie so nahe zusammen zu stellen. Wir müssen vielmehr, wie dies im Schema, Fig. 34, dargestellt ist, B. hexodonta direkt von B. parasita ableiten. Die Zwischenformen aber sind nicht mehr vorhanden, oder ich habe sie wenigstens nicht gefunden. Daraus ergiebt sich, dass auch zwischen

B. parasita und hexodonta in Bezug auf die Form der Kiefer eine deutliche Grenze vorhanden ist.

Diese Unterschiede in der Gestalt der Kiefer würden uns also vielleicht wirklich gestatten, B. astaci, parasita und hexodonta als Arten zu trennen, wenn es möglich wäre, dieselben auch in Bezug auf die übrigen Organe weiter durchzuführen.

Die Kiefer einer ausgebildeten B. parasita (Fig. 30) und pentodonta (Fig. 12) endlich zeigen auch einen ganz bedeutenden Unterschied. Wir finden ihn aber durch allerlei Übergänge vermittelt. Zwischen B. parasita und pentodonta stehen die Kiefer von B. heterodonta Fig. 10 und 11. Dass in Fig. 11 das eine Seitenzähnchen an Grösse den übrigen nachsteht, ist ein seltener Fall, gewöhnlich sind sie an Grösse gleich. In Fig. 20 habe ich nun noch einen Kiefer dargestellt, welcher seiner Form und Grösse nach einer B. parasita zuzuweisen wäre, der aber bloss zwei seitliche Zähnchen, wie bei B. pentodonta, zeigt. Eine ähnliche Abbildung, aber von einem kleineren Tier gibt Keferstein (Archiv f. Anat. u. Physiol. 1863. Taf. XIII, Fig. 3) als Kiefer einer B. parasita. Die Dissepimente des betreffenden Tieres, welche Auskunft gegeben hätten, ob dieses der B. parasita oder pentodonta zugehörte, konnte ich nicht mehr untersuchen, weil ich die abweichende Form der Kiefer erst bemerkte, nachdem ich das Tier, um dieselben abzulösen, mazeriert hatte. Jedenfalls ist damit eine weitere Zwischenform zwischen beiden gegeben. Die Fig. 20 könnte uns auf den Gedanken bringen, dass die Kiefer von B. pentodonta und heterodonta überhaupt durch Ansatz von Cuticularsubstanz an der Basis beim Heranwachsen des Tieres die Form der Kiefer von B. parasita annehmen, und dass im Grunde diese beiden Varietäten bloss Jugendformen der B. parasita wären. Whitman versichert uns aber, dass die B. pentodonta gewiss keine solche Jugendform der B. parasita, sondern eine besondere, sich durch geringere Körpergrösse auszeichnende Art sei. Wir werden durch die Untersuchung der Dissepimente bestätigen, dass beide verschiedene Formen sind. In Fig. 21 u. 22 gebe ich der Vollständigkeit wegen auch ein paar abnorm gebildete Kiefer, der erstere zeigt bloss ein Seitenzähnchen auf der einen Seite des Oberkiefers, der letztere im Unterkiefer ein Zähnchen, welches durch Verschiebung seiner kleinen Papille über die anderen gerückt ist.

2. Dissepimente.

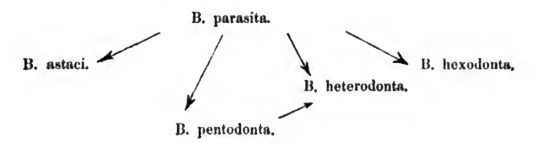
Dieselben sind von den oben angeführten Beobachtern nicht als Unterscheidungs-Merkmale herangezogen worden, bieten aber ein sehr gutes Mittel, um die näheren Beziehungen der einzelnen Varietäten zu einander aufzudecken. Natürlich konnten nur junge Tiere in grösserer Anzahl darauf untersucht werden, weil bei älteren die Haut nicht durchsichtig genug ist, um das Dissepiment am lebenden Tier deutlich zu sehen. Es handelt sich dabei um die Anordnung der Muskulatur der Dissepimente, wie sich dieselbe im optischen Querschnitt, wenn man das Tier vom Rücken oder Bauch aus betrachtet, darstellt. Betrachten wir jedoch zur Orientierung zuerst den Querschnitt durch eine B. parasita Taf. III, Fig. 29, in welchem das Dissepiment $^{6}/_{7}$ von der Fläche sichtbar ist. Dieses Dissepiment trennt das Hodensegment von jenem, in welchem sich die Ausführungsgänge und der Penis befinden. Die Dissepimente der Branchiobdella zeichnen sich dadurch aus, dass die Muskeln, vom Rücken zum Bauch verlaufend, palissadenförmig nebeneinander gestellt sind. Dorsal und ventral sind sie zwischen den Längsmuskeln angeheftet. Auf der vorderen und hinteren Seite wird diese von Muskelfasern gebildete Wand von der dünnen Haut des Peritoneums überzogen, die jedes Segment innen auskleidet. Der optische Querschnitt durch die zwischen Bauch und Leibeswand befindliche Hälfte eines Dissepimentes von B. parasita (Taf. IV., Fig. 39) zeigt uns also eine Reihe neben einander liegender Muskelcylinder, vorn und hinten vom Peritoneum eingeschlossen. Die Muskeln sind nicht immer alle von gleicher Stärke, sondern mitunter einzelne etwas dicker, und zwar meist die dem Darm zunächst befindlichen. Alle Dissepimente zeigen bei B. parasita den gleichen Bau, mit dem einzigen Unterschied, dass die vordersten weniger und schwächere Muskeln haben. Ähnlich verhält es sich mit den Dissepimenten von B. astaci (Fig. 38), doch sind hier alle Muskeln schwächer, wie bei B. parasita, und sehr schwach entwickelt finden wir dieselben endlich bei B. hexodonta (Fig. 37), wo diejenigen Dissepimente, welche das sechste Segment begrenzen, nicht imstande sind, dem Druck der sich lebhaft vermehrenden Samen-Elemente Widerstand zu leisten, und so meist weit in die benachbarten Segmente hineingedrängt werden. Diese bei B. hexodonta gewöhnliche Erscheinung habe ich auch in ver-

einzelten Fällen an B. astaci wahrgenommen, andererseits wieder erwachsene Exemplare von B. hexodonta gefunden, wo die Dissepimente nicht ausgedehnt waren und die Samen-Elemente nur das sechste Segment anfüllten. Die Verchiedenheit in der Stärke der Muskeln dieser drei Varietäten ist nicht immer so deutlich, wie dies die Figuren 37 bis 39 darstellen, sondern man findet mitunter zwischen B. parasita und astaci bei gleich grossen Tieren kaum einen merklichen Unterschied, und ebenso vermittelt die schwächere Ausbildung der Muskeln bei B. astaci einen allmählichen Übergang zu B. hexodonta.

Ganz anders, als bei den vorigen, stellt sich der optische Querschnitt durch die Dissepimente von B. pentodonta dar. Während bei den oben beschriebenen Formen alle Dissepimente gleich sind, und höchstens die vorderen eine geringere Anzahl von Muskeln, die dann dem Darm näher stehen, zeigen, findet sich hier eine Verschiedenheit in der Weise, dass die Dissepimente, welche die Segmente der Geschlechtsorgane (das sechste bis achte) begrenzen, eine von der oben beschriebenen ganz abweichende Anordnung der Muskulatur zeigen. (Fig. 36). Im rechten Winkel zum Dissepiment treten Muskelzellen vor, welche, gleich den anderen Dissepiment-Muskeln vom Rücken zum Bauch verlaufend, den vorderen und hinteren Teil der einzelnen Segmente in kleine Nebenkammern teilen, die nach der Mitte des Segmentes zu offen sind. Diese von jedem Dissepiment aus nach vorn und hinten vorspringenden Muskeln sind bei verschiedenen Exemplaren verschieden stark ausgebildet. Bald sind es nur ein oder zwei Muskeln, welche aus der Reihe der übrigen heraustreten (Fig. 40), bald eine grössere Anzahl und auf der vorderen und hinteren Seite des Dissepimentes verschieden (Fig. 41). Das gleiche Verhalten zeigt auch die als B. heterodonta aufgeführte Form, nur dass hier noch grössere Verschiedenheiten bei den einzelnen darauf untersuchten Tieren aufzutreten pflegten. (Fig. 42 und 43). In Rücksicht auf die Dissepimente stehen sich also diejenigen Formen, zwischen deren Kiefern sich kein direkter Übergang nachweisen liess, B. astaci, parasita und hexodonta am nächsten, während zwischen B. parasita und pentodonta bedeutende Verschiedenheiten herrschen. Die nach der Gestalt ihrer Kiefer zwischen letzteren beiden stehende B. heterodonta hat Dissepimente, welche in ihrer Zusammensetzung bald weit über das hinaus gehen, was wir bei B. pentodonta vorfinden, indem die von einzelnen Dissepi-

menten nach vorn und hinten abgezweigten Muskelgruppen so weit vortreten, dass sie einander in der Mitte des Segmentes fast berühren, oder indem nach vorn, statt einer solchen Muskelgruppe, deren 2 senkrecht zum Dissepiment vortreten (Fig. 43); bald aber weisen sie auch in vereinzelten Exemplaren ähnliche Verhältnisse auf, wie wir sie bei B. parasita finden, indem die vortretenden Muskeln nur schwach sich entwickelt zeigen. Nach diesem Verhalten der Dissepimente zu schliessen, mag B. heterodonta wohl eine Bastardform zwischen B. pentodonta und jungen B. parasita sein. Ähnliche Unterschiede in der Zusammensetzung der Dissepimente finden sich auch bei den anderen Formen mit unregelmässig gebildeten Kiefern, die ich oben Seite 49 angeführt habe. Unter letzteren zeigten einige, deren Kiefer mehr der B. parasita glichen, auch Dissepimente, welche dieser Form entsprachen, während verschiedene andere, in der Form der Kiefer der B. pentodonta näher stehende, zusammengesetzte Dissepimente hatten, wie diese. Damit haben wir also innerhalb der Gruppe B. parasita-pentodonta eine Variabilität der Dissepimente kennen gelernt, die viel bedeutender ist, als die Unterschiede, die zwischen B. parasita und B. astaci oder hexodonta in dieser Beziehung bestehen. Die Dissepimente geben uns nun auch einen Anhalt, die in der Tabelle I. als Formen mit embryonalen Kiefern aufgeführten Exemplare als junge B. pentodonta oder heterodonta zu erkennen, da sie auch zusammengesetzte Dissepimente haben. (Fig. 47.)

Oben, bei der Ableitung der Kieferformen aus einander, habe ich stillschweigend B. parasita als Stammform angenommen. Dass sie dies wirklich ist, ergibt sich aus dem, was ich eben über die Dissepimente gesagt habe, sie ist diejenige Varietät, um welche sich alle übrigen gruppieren, sodass man alle Eigentümlichkeiten, die sich bei den anderen zeigen, aus den Verhältnissen, wie sie sich bei B. parasita finden, herleiten kann. Zur Übersicht mag folgende Zusammenstellung dienen.



Dass von den beobachteten Zwischenformen zwischen B. parasita und pentodonta gerade eine einzelne ganz bestimmte Varietät mit unsymmetrisch gebildetem Oberkiefer, die B. heterodonta, so häufig auftritt, ist sehr auffallend, da sich gar kein Grund finden lässt, weshalb die anderen Varietäten nicht in ebenso grosser Anzahl vorkommen sollten. Es wird Zufall sein, aber ich muss es doch erwähnen, dass diejenige Varietät, welche sich zu B. parasita ebenso verhält, als B. heterodonta zu pentodonta, nämlich Nr. 2 (pag. 49) mit 4 Zähnchen auf der einen Seite des Oberkiefers, die einzige ist, die öfter als die anderen gefunden wurde.

3. Penis.

B. astaci. Ostroumoff: Mit Häkchen, wie auch mit einer blasigen Auftreibung versehen. Gruber: Mündung des Samenleiters in der Mitte des Atriums.

B. parasita. Dorner und Whitman: Penis mit Häkchen und einer blasigen Auftreibung. Dorner: Mündung des Samenleiters nahe der Mitte des Atriums. Gruber: Nach Dorner soll die Mündung des Samenleiters von B. astaci nahe dem hinteren Ende des Atriums liegen, bei den Hautparasiten (B. parasita) dagegen nahe der Mitte desselben, ich fand immer das Gegenteil.

B. hexodonta. Dorner: Penis glatt und ohne blasige Auftreibung. Mündung des Samenleiters nahe dem hinteren Ende des Atriums.

B. pentodonta. Whitman: Penis perfectly straight and smooth, showing no trace of hooks or of a bulbous enlargement at the base.

Die sich widersprechenden Angaben von Dorner und Gruber in Bezug auf die Mündung der Samenleiter bei B. parasita zeigen, dass die aufgestellten Unterscheidungs-Merkmale nicht recht stichhaltig sein müssen, und bei einer näheren Untersuchung der Sache findet man denn auch, dass die sich entgegenstehenden Angaben darauf zurückzuführen sind, dass Gruber jüngere Tiere von B. parasita vor sich gehabt hat, deren Penis noch nicht vollständig ausgebildet war. Die Sache verhält sich wie folgt: Der Penis entsteht als Einstülpung der äusseren Haut und bildet anfangs einen Schlauch mit engem Lumen. Seine Wand spaltet sich dann an dem Ende,

welches der äusseren Mündung zunächst liegt, in einen inneren vorstülpbaren Cylinder und in einen äusseren Cylinder, der den ersteren als Scheide umgibt. Weiter nach innen zu bleibt der Schlauch einfach und bildet das sogenannte Atrium. Nun erweitert sich später die der äusseren Öffnung am Körper zunächst liegende muskulöse Stelle des äusseren Cylinders zu der blasigen Auftreibung, und zugleich mit dieser Ausbildung wächst die anfangs verhältnismässig kurze Anlage des Penis und Atriums bedeutend in die Länge, sodass diese endlich beim erwachsenen Tier mit vielen Windungen das ganze Segment ausfüllen.

Ein wirklicher Unterschied in der Gestalt des Penis existiert zwischen den einzelnen Varietäten nicht. Bei allen kommt die muskulöse Erweiterung am Grunde desselben vor, auch Häkchen finden sich überall, nur sind dieselben bei B. hexodonta und pentodonta, entsprechend der geringen Grösse dieser Tiere, sehr schwach ausgebildet und kaum wahrzunehmen, wie dies auch bei den jungen Exemplaren von B. parasita und B. astaci der Fall ist. Die Einmündung des Samenleiters in das Atrium findet bei erwachsenen Exemplaren von B. hexodonta und pentodonta näher dem blinden Ende statt, doch trifft man bei beiden auch hin und wieder Tiere, wo das blinde Ende des Atriums an Grösse dem vorderen Teil gleichkommt. Andererseits findet man an jungen Tieren von B. astaci und parasita oft genau dieselben Verhältnisse, wie bei gleich grossen Exemplaren von B. hexodonta und pentodonta. Der ganze Unterschied beschränkt sich also darauf, dass bei diesen beiden Zwergrassen gewöhnlich das blinde Ende des Atriums nicht so weit auswächst, wie bei den anderen, sondern auf einer etwas früheren Stufe stehen bleibt.

4. Receptaculum seminis.

B. astaci. Gruber: Samentasche birnförmig.

B. parasita. Dorner: Samentasche oval oder birnförmig. Whitman: Rec. sem. pyriform. Gruber: Samentasche wurmförmig, cylindrisch.

B. hexodonta. Dorner: Samentasche wurmförmig cylindrisch, kleiner als bei B. parasita. Whitman: Rec. sem. cylindrical.

B. pentodonta. Whitman: Rec. sem. pyriform.

Auch hier gilt das Gleiche wie in betreff des Penis. Die B. parasita, welche Gruber untersuchte, waren junge Tiere, deshalb war ihre Samentasche noch cylindrisch und nicht birnförmig, wie die der älteren, welche Dorner beschrieben hat. B. hexodonta bewahrt wieder die niedere Entwickelungsstufe während ihres Heranwachsens, während sich dagegen die andere, noch kleinere Zwergform in der Ausbildung der Samentasche den grösseren Varietäten anschliesst.

Die Entwickelung des Receptaculum seminis ist sehr einfach. Es bildet zu der Zeit, wo die Tiere aus den Eiern schlüpfen, noch eine kurze Einstülpung, welche, nach und nach länger werdend, als Schlauch mit ganz engem Lumen am Darm vorbeiwächst und sich auf der Rückenseite etwas über ihn hinweg legt. Erst allmählich erweitert sich bei B. astaci, parasita und pentodonta das Lumen des Schlauches in der Nähe seines blinden Endes, um später die birnförmige Gestalt anzunehmen, bei B. hexodonta bleibt es cylindrisch.

5. Spermatozoen.

B. astaci. Ostroumoff: 0,09 mm messender spiralförmiger und 0,31 mm grosser fadenförmiger Teil, zwischen beiden ein protoplasmatischer Teil in Form eines Kegels.

B. parasita. Dorner: 0,33 mm lang; der spiralige Teil 0,11, der fadenförmige 0,22 mm.

B. hexodonta. Dorner: 0,37 mm lang; der spiralige Teil 0,04, der fadenförmige 0,33 mm.

Bei verschieden grossen Exemplaren von B. astaci sowohl, als B. parasita fand ich die Grösse der Spermatozoen sehr wechselnd. Die Masse schwankten für das Kopfstück etwa zwischen 0,03 und 0,09, für das Mittelstück zwischen 0,005 und 0,008 und für den Schwanzfaden zwischen 0,175 und 0,300 mm. Die Spermatozoen jüngerer Tiere haben ein kürzeres und dünneres Kopfstück, als die von älteren; die Länge des Schwanzfadens wechselt bei jüngeren Tieren wie bei älteren in mehr unregelmässiger Weise. B. hexodonta zeichnet sich durch eine besondere Form des Kopfstückes aus, es ist hier im Umriss spindelförmig, während das der anderen cylindrisch ist. Ich fand, dass diese besondere Form einer niederen Entwickelungsstufe entspricht, welche auch die cylindrisch geformten,

kurz bevor sie ihre definitive Gestalt bekommen, durchlaufen. Ganz vereinzelt findet man mitunter auch bei B. astaci ebenso geformte, aber viel grössere fertig entwickelte Spermatozoen zwischen den anderen, die uns zeigen, dass eine Eigentümlichkeit, die bei B. hexodonta regelmässig auftritt, doch nicht unvermittelt dasteht. Auch hierin schliesst sich wieder die andere Zwergform, B. pentodonta an B. hexodonta an. Ihre Spermatozoen haben dieselbe Grösse, sind zwar cylindrisch, aber zeigen sehr oft, wenn auch fast unmerklich, nach der Spitze zu eine Verjüngung des Kopfstückes. Zwischen den Spermatozoen von B. parasita und B. astaci besteht kein Unterschied.

In der Entwickelung der männlichen Geschlechtsorgane zeigt sich zwischen den verschiedenen Varietäten ein allmählicher Übergang, der parallel geht mit der Grösse des Eies, aus welchem das Tier ausschlüpft, oder was dasselbe ist, mit der Menge von Nährmaterial, die dem Embryo zur Verfügung steht, und dies ist wieder durch die Grösse des Tieres bestimmt, welches das Ei ablegte. Die Sache, worauf es hier ankommt, lässt sich in der Kürze so darstellen:

Erst wenn alle übrigen Organe mit Ausnahme der Geschlechtsorgane völlig ausgebildet sind, fangen die wenigen, am vorderen Dissepiment des sechsten Segmentes, nahe dem Nervenstrang zwischen Darm und Leibeswand befestigten Hodenzellen an, sich lebhaft zu teilen. Die neu entstehenden Zellen lösen sich vom Hoden ab und fallen in die Leibeshöhle, wo sie ihre weitere Entwickelung durchlaufen. Bei jungen, eben aus dem Cocon geschlüpften Exemplaren von B. astaci, der grössten Varietät, findet man nun noch gar keine, oder höchstens nur einzelne abgelöste Zellen in der Leibeshöhle, und alle Gewebselemente des Tieres sind noch dicht mit Dotterkörnchen angefüllt. Bei B. parasita finden sich in demselben Stadium schon mehr abgelöste Zellen, manche derselben sind bereits in lebhafter Teilung begriffen, um die weiteren Entwickelungsstadien zu durchlaufen. Eben ausgeschlüpfte Embryonen von B. hexodonta und pentodonta aber haben gewöhnlich das ganze Segment mit abgelösten Zellen erfüllt und diese sind auch in der Entwickelung bereits weiter fortgeschritten. Dotterkörnchen in den Gewebselementen dieser Tiere sind nur spärlich oder gar nicht mehr vorhanden. Dieser Unterschied ist aber nach den einzelnen Varietäten nicht etwa scharf begrenzt, sondern zeigt einen ganz allmählichen, ineinander über-

greifende Verhältnisse aufweisenden Übergang von der einen zur anderen. In gleicher Weise sind auch die übrigen Geschlechtsorgane, Penis, Samentasche und Eierstock bei eben ausgeschlüpften Tieren der Zwergrassen schon weiter entwickelt, als bei den anderen, obwohl, wie wir gesehen haben, bei ihnen der Penis und das Receptaculum seminis in einzelnen Teilen später nicht die volle Ausbildung zeigen, die wir bei B. parasita und B. astaci antreffen.

Wir haben jetzt die Eier zu untersuchen, deren Form und Grösse weitere Unterschiede zwischen den einzelnen Varietäten bedingen sollen.

6. Eier.

B. astaci. Odier: Oeufs d'un jaune pâle, opaques, terminés supérieurement par une pointe cornée brune.

Gruber: Eier mit einem oder auch mehreren zipfelförmigen Ausläufern.

B. parasita. Dorner: Eier 0,57 mm lang, grösser und dunkler, als die von B. hexodonta. Gruber: Eier ohne zipfelförmige Ausläufer.

B. hexodonta. Dorner: Eier 0,38 mm lang.

Was die Färbung der Eier betrifft, so beschreibt Dorner, dass dieselben auf ihrer Oberfläche von regelmässig verteilten braunen Schüppchen bedeckt sind, und giebt auch eine dem entsprechende Abbildung (l. c. Taf. 37, Fig. 24). Auch ich habe diese braunen Schüppchen gefunden. Sie sind aber nicht auf allen Eiern so regelmässig verteilt, mitunter finden sich bloss ganz vereinzelte oder selbst gar keine vor, mitunter aber ist auch das ganze Ei dicht mit ihnen besät. Bringt man zugleich mit dem ansitzenden Ei ein Stück von einem Abdominalfuss des Krebses unter das Mikroskop, so kann man sich überzeugen, dass auch an diesem sich die braunen Flecken befinden, und schon mit der Lupe erkennt man, dass auch häufig die ganze Bauchseite des Krebses mit ihnen bedeckt ist. Diese kleinen Flecken zeigen in der Mitte eine ungefärbte runde Stelle und haften nur auf der Aussenseite des Cocons, wie man sich überzeugen kann, wenn man den Rand desselben im optischen Querschnitt betrachtet. (Fig. 48, Taf. IV).

Es sind diese „Schüppchen" durchaus nicht etwa von den Drüsen erzeugt, welche die Hülle des Eies absondern, vielmehr werden sie

durch Einwirkung des Fermentes von Pilzsporen auf die Substanz des Cocons und das Chitin des Krebspanzers entstanden sein. Manche nicht zur Entwickelung gekommene Eier findet man denn auch ganz erfüllt mit Pilzmycelien, und hin und wieder vorkommende Oogonien, welche sich durch einen kurzen Schlauch nach aussen öffnen, lassen darauf schliessen, dass wir es mit Saprolegnieen zu thun haben. Frisch abgelegte Eier sind ganz farblos oder höchstens ganz schwach gelblich gefärbt, und es finden sich keine der oben beschriebenen Flecken an ihnen. Je älter das Ei ist, um so häufiger kommen die Flecken vor, und leere Cocons sind oft ganz dunkelbraun oder schwarz. Wahrscheinlich hat Dorner alle diese leeren Cocons für abgestorbene Eier gehalten, denn er schreibt: „Nur eine geringere Anzahl der Eier gelangt zeitweilig zur Entwickelung, viele findet man vertrocknet und eingeschrumpft, dunkel braunschwarz und leer, während die lebenskräftigen eine schmutzig gelbe Farbe haben und mit wenigen braunen Schüppchen besetzt sind.“

Nach Odier sollen die Eier ihre Gestalt verändern, wenn das Tier nahe am Ausschlüpfen ist. Dies ist jedoch nicht der Fall; man kann häufig in durchsichtig gebliebenen Eiern das junge Tier sich bewegen sehen, und gelegentlich sprengt auch das eine oder andere den Deckel, während man es unter dem Mikroskop hat, und kriecht hervor. Dabei wird der Cocon selbst auf keine Weise verändert. (Taf. IV, Fig. 49).

Dorner hat Eier von B. parasita das ganze Jahr hindurch gefunden, Eier von B. hexodonta in der letzten Hälfte des Jahres nicht mehr gesehen. Nach ihm kriechen die Jungen von B. parasita im Oktober und November aus, diejenigen von B. astaci nach Odier im Oktober. Diese Angaben muss ich dahin berichtigen, dass von allen Varietäten Eier das ganze Jahr hindurch vorkommen. Eine bestimmte Zeit für das Ablegen der Eier gibt es nicht, sondern zu jeder Jahreszeit sind Tiere in allen Grössen, auch eben erst ausgeschlüpfte zu finden.

Da es für einige später anzustellende Betrachtungen wichtig ist, genau zu wissen, wie sich die Grösse der Eier zu der Grösse der einzelnen Tiere verhält, und was für Unterschiede wirklich vorhanden sind, so habe ich eine grössere Anzahl von Eiern gemessen, und gebe zunächst in Tabelle III. eine Zusammenstellung, welche eine Vergleichung der am Krebse gefundenen Eier mit den an dem-

selben Tier gefundenen Branchiobdellen dadurch ermöglicht, dass in der ersten Kolumne die betreffenden Zahlen vorangestellt wurden, womit die Krebse in den Tabellen I. und II. bezeichnet sind. Uebersichtlicher für unseren Zweck sind die Tabellen IV. und V., wo die Eier nach ihren Anheftungsstellen am Krebs zusammengestellt und der Grösse nach geordnet sind. In allen drei Tabellen wird man in der Spalte, wo die Grösse des Stieles angegeben ist, hin und wieder Zahlenangaben vermissen. Dann war der Stiel beim Abtrennen von seiner Unterlage verletzt worden und seine Länge nicht mehr genau zu bestimmen. Da die Masse des Stieles für unseren Zweck nebensächlich sind, so wurden diese Cocons doch gemessen und in den Tabellen mit aufgeführt.

Gruber stellt als Unterschied zwischen den Eiern der B. astaci und B. parasita den auf, dass sich die ersteren durch einen oder mehrere zipfelförmige Ausläufer von den Eiern der letzteren unterscheiden. Dies wird für's erste durch folgende Beobachtung widerlegt. Ein Abdominalfuss von Krebs mit einer grösseren Anzahl an ihm sitzender Eier wurde über Nacht in einem Schälchen mit Wasser aufgehoben, nachdem ich mich vorher überzeugt hatte, dass sämtliche Eier zipfelförmige Ausläufer besassen. Am anderen Morgen fand sich eine frisch ausgekrochene B. parasita, während nach Gruber eine B. astaci hätte auskriechen sollen. Es besteht aber überhaupt gar kein Unterschied zwischen den verschiedenen Varietäten in Bezug auf die zipfelförmigen Ausläufer ihrer Cocons, und ein Hinweis auf die in Taf. IV, Fig. 50 bis 64 gegebenen Abbildungen wird mich jeder weiteren Beschreibung überheben. Ausserdem kann man sich auch durch einen Einblick in die Tabellen IV. und V. überzeugen, dass sowohl an den Kiemen der Krebse vom Steigerwald, wo B. astaci sich aufzuhalten pflegt, als an den Kiemen der Krebse von Angermünde, an denen B. hexodonta sitzt, sowie auch an der Aussenseite der Krebse, welche der gewöhnliche Aufenthaltsort der B. parasita und pentodonta ist, Eier ohne zipfelförmige Ausläufer vorkommen. Diese Ausläufer sind meist vorhanden und Cocons ohne dieselben bilden die Minderzahl. Ihre Grösse ist ausserordentlich verschieden, von kaum merklichen Spuren bis zu einer Länge, welche dem Längsdurchmesser des Eies gleichkommt.

Die Zugehörigkeit der Eier zu den einzelnen Varietäten ergibt sich aus ihrem Vorkommen an den Stellen, wo sich die betreffenden

Tiere gewöhnlich aufzuhalten pflegen. Da B. astaci sich vorzugsweise an den Kiemen aufhält, so werden die Eier, die in Tabelle IV. in der ersten Kolumne aufgezeichnet sind, jedenfalls alle von ihr herrühren. Nach dieser Tabelle erscheint es so, als ob wirklich ein durch keinen Uebergang vermittelter Unterschied zwischen den Eiern von den Kiemen und denen von der Aussenseite des Krebses bestände, denn man findet hier einen Sprung von 0,50, dem kleinsten Längsdurchmesser eines Eies von den Kiemen auf 0,35, dem grössten der an der Aussenseite gefundenen, das jedenfalls einer B. parasita zuzuschreiben sein wird. Dieser unvermittelte Übergang ist aber bloss dem Umstande zuzuschreiben, dass ich nicht genug verschiedene Krebse untersucht habe, und hierauf erst bei der Zusammenstellung der Tabelle aufmerksam wurde, als mir hiesige Krebse nicht mehr zur Verfügung standen. Die in Tabelle V. verzeichneten Masse können dies bestätigen. Auch hier, an den Krebsen von Angermünde, sassen B. parasita, heterodonta und pentodonta fast nur an der Aussenseite, B. astaci kommt gar nicht vor, also wird das grösste an der Bauchseite gefundene Ei von 0,55 mm einer B. parasita angehören, während die an den Kiemen gefundenen kleineren Eier sicher von der B. hexodonta abgelegt wurden. Wir finden also im ganzen zwischen Eiern von 0,30 bis zu 0,70 mm (Fig. 50 bis 64) einen ununterbrochenen Übergang, und es ist mir nicht möglich gewesen, irgend ein Merkmal herauszufinden, wodurch man die Eier der einzelnen Varietäten scharf unterscheiden könnte. Nur soviel lässt sich feststellen, dass die Grösse der Eier im Verhältnis steht zu der Grösse der Tiere. B. astaci hat die grössten, dann folgen B. parasita und B. hexodonta; B. pentodonta nebst heterodonta haben die kleinsten. Wir werden hierauf zurückkommen, wenn wir von den eben ausgeschlüpften Tieren zu sprechen haben.

7. Form des Kopfes.

Die Form des Kopfes kann wirklich als Unterscheidungs-Merkmal zwischen den Varietäten benutzt werden, wenigstens zwischen B. astaci, parasita und hexodonta, denn zwischen B. pentodonta und parasita habe ich keinen deutlichen Unterschied herausfinden können. In Fig. 31—33 habe ich 3 Abbildungen gegeben, wie der Kopf, wenn das Tier sich ruhig verhält, bei B. astaci, parasita und hexodonta

etwa aussieht, denn man muss nicht denken, dass die Gestalt des Kopfes immer dieselbe bleibt, wenn das Tier sich bewegt. Der ganze Kopf besteht ja fast ausschliesslich aus Muskulatur und je nach den Contractionszuständen nimmt er die verschiedensten Gestalten an, bald kugelig, bald lang gestreckt und an den Lippen breiter, als in der Mitte, sodass es besonders zwischen B. astaci und parasita schwer hält, einen Unterschied herauszufinden. Doch lässt sich gewöhnlich so viel erkennen, dass bei B. parasita der Kopf breiter ist, als die ersten Leibesringel, während bei B. astaci der Kopf weniger scharf sich absetzt. Auch spitzt sich der Kopf von B. astaci nach vorn mehr zu, wenn das Tier in Ruhe ist. Deutlicher unterscheidet sich B. hexodonta durch ihren schmalen Kopf und besonders dadurch, dass derselbe in der Mitte und oft auch noch dicht vor seinem hinteren Ende von einer Furche quer durchschnitten wird, sodass sich mehrere Ringel bilden, wie Whitman dies zuerst hervorgehoben hat. Dies ist jedoch nicht etwa eine Eigentümlichkeit, die B. hexodonta vor den übrigen allein voraus hätte, man findet vielmehr gelegentlich auch bei B. parasita eine ähnliche Falte in der Mitte des Kopfes.

8. Lippen.

Whitman hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Lippen von B. parasita mehr oder weniger vierlappig, die von B. hexodonta zweilappig sind, diejenigen der B. pentodonta aber keinen Einschnitt zeigen. Dies lässt sich im allgemeinen nachweisen, es ist dieses Unterscheidungs-Merkmal aber so unsicher und wechselnd, dass ich gar nicht näher darauf eingehen will. Ebenso verhält es sich mit den Tasthaaren, die sich bei den einzelnen Exemplaren derselben Varietät bald deutlicher, bald nur undeutlich erkennen lassen.

9. Färbung.

Auch die Färbung hat man zur Unterscheidung benutzen wollen, ohne dass es indes möglich wäre, die aufgestellten Unterschiede wirklich durchzuführen. B. astaci und parasita sind beide fleischfarbig in erwachsenen Exemplaren, und zwar zeigt erstere gewöhnlich eine mehr rötliche, letztere gelbliche Färbung. B. hexodonta ist immer weiss oder durchsichtig, ich fand nie gefärbte Exemplare.

Auch B. pentodonta ist gewöhnlich ganz durchsichtig und ungefärbt. So verhält es sich im grossen und ganzen, wollte man aber bei einem willkürlich herausgegriffenen Exemplar einer der Varietäten seine Färbung zur Bestimmung benutzen, so würde man vielleicht in der Hälfte der Fälle irre gehen, denn in der Jugend sind alle durchsichtig oder weisslich, und viele Exemplare von B. parasita sowohl, als von B. astaci bleiben auch als erwachsene Tiere völlig ungefärbt.

Für seine B. astaci leptodactyli gibt Ostroumoff nun noch ein Unterscheidungs-Merkmal an, das, wenn es zutreffend wäre, uns sicher nicht erlauben würde, dieselbe mit unserer B. astaci zu identifizieren. Er schreibt: „In dem Teil, den man wohl als Kopf bezeichnen kann, finden wir sympathische Ganglien, die durch Commissuren mit dem Gehirn in Verbindung stehen. Wahrscheinlich sind die von Dorner als Speicheldrüsen gedeuteten Gebilde nichts Anderes, als die soeben angeführten Ganglienzellen." Die letzte Hälfte dieser Notiz ist dahin zu berichtigen, dass die von Dorner abgebildeten Drüsen im Kopf doch vorhanden, und auch ihre Ausführungsgänge am lebenden Tier unschwer zu erkennen sind. Es sind keine Speicheldrüsen, sondern dieselben dienen dazu, dem Tier einen Klebstoff zu liefern, mit dem es sich an seiner Unterlage festheftet. Ganz gleiche Drüsen münden, wie dies von Dorner richtig dargestellt ist, im hinteren Saugnapf. Die Art und Weise, wie sich Branchiobdella fortbewegt, ist also in dieser Beziehung eine ganz andere, als die der Hirudineen, auch sind die Tiere infolge dieser Einrichtung sehr träge und verlassen nur selten ihren einmal gewählten Platz. Ich habe hin und wieder an toten Krebsen sterbende oder tote Branchiobdellen gefunden, welche ihren Platz nicht verlassen hatten, obwohl sie leicht andere, in der Nähe befindliche Krebse hätten aufsuchen können.

Da ich selbst die Erfahrung gemacht habe, dass auf Querschnitten die Drüsenzellen sich nicht von den Ganglienzellen unterscheiden lassen, so bin ich sicher, dass Ostroumoff sich versehen hat, umsomehr, als alle übrigen für B. astaci leptodactyli angegebenen Unterscheidungs-Merkmale auf das genaueste mit denen der B. astaci übereinstimmen.

10. Vorkommen an bestimmten Körperteilen des Krebses.

B. astaci. Odier und Ostroumoff: auf den Kiemen. Gruber: Nur auf den Kiemen.

B. parasita. Dorner und Gruber: an der Haut des Krebses. Whitman: Found on the eye-stalks, the ambulatory limbs and the abdomen.

B. hexodonta. Dorner: Auf den Kiemen. Whitman: Found only on the gills. Gruber: Äusserlich am Krebs.

B. pentodonta Whitman: Found chiefly on the anterior pair of ambulatory limbs, on the inner side of the first long joint.

In Bezug auf das Vorkommen von B. astaci und B. parasita stimmen die Angaben der verschiedenen Beobachter überein, dagegen widerspricht Grubers Angabe, dass B. hexodonta äusserlich am Krebs vorkomme, denen von Dorner und Whitman, wonach diese Varietät an den Kiemen vorkommt. In meiner vorläufigen Mitteilung im Zoologischen Anzeiger habe ich B. astaci (d. h. die jetzt so benannte Form) und B. parasita unter einem Namen (B. parasita) zusammengefasst. Dadurch sind einige Ungenauigkeiten entstanden, die durch das hier Folgende richtig gestellt werden.

In Übereinstimmung mit den oben angeführten Angaben kann ich bestätigen, dass B. astaci vorzugsweise an den Kiemen, B. parasita an der Aussenseite des Krebses gefunden wird, von einer wirklich streng durchgeführten Scheidung des als Aufenthaltsort gewählten Gebietes ist aber keine Rede. An frisch getöteten Krebsen aus dem Steigerwald fand ich gar nicht selten B. astaci aussen sitzend, besonders an Krebsweibchen mit Eiern, und B. parasita habe ich selbst und auch Dorner hin und wieder an den Kiemen gefunden. Ich habe keinen Zweifel, dass dieselbe ebenso wie B. astaci die Kiemen des Krebses anbeisst, um dort das Krebsblut zu saugen. B. hexodonta fand sich an den Krebsen von Angermünde gewöhnlich an den Kiemen, doch hin und wieder auch an der Aussenseite des Krebses. Die wenigen Exemplare, die sich von dieser Varietät an den hiesigen Krebsen fanden, verteilten sich auf beide Gebiete, und Gruber fand sie zufällig nur an der Aussenseite, was ihm Anlass gibt, zu bemerken, dass Dorners Angaben in dieser Richtung nicht zutreffend wären.

Wenn Whitman behauptet, dass die B. pentodonta vorzugsweise an der inneren Seite des ersten langen Gliedes vom vordersten Paar der Gehfüsse des Krebses vorkommt, so brauche ich mich wohl auf keine längere Auseinandersetzung einzulassen, dass er damit etwas zu schnell von einem einzelnen Fall auf das gewöhnliche Vorkommen geschlossen hat. B. pentodonta findet sich überall am Krebse, selten an den Kiemen, gewöhnlich an den verschiedensten Stellen der Aussenseite. B. hexodonta scheint in Süddeutschland durch die grössere Varietät verdrängt zu sein, da sie hier so selten vorkommt; und zwar ist die Art und Weise, wie dies geschehen ist, leicht zu erklären, wenn man sieht, wie von einer grösseren Anzahl in einem Schälchen Wasser zusammengebrachter Branchiobdellen die grösseren Tiere ohne weiteres die ihnen an Grösse nachstehenden auffressen. Dass sie diese Gelüste auch im freien Zustande, wo ihnen das Blut aus den Kiemen des Krebses zur Verfügung steht, häufig genug befriedigen, davon habe ich mich überzeugt, als ich hin und wieder junge Tiere im Darm der älteren und ebenda auch Überreste anderer kleiner Würmer, Borsten, die jedenfalls von einem Aeolosoma stammten, und anderes vorfand. Einmal fanden sich auch die Überreste eines Cyclops im Darm einer jungen B. parasita. Damit kommen wir endlich noch auf einen Punkt, der eine nähere Besprechung verdient, nämlich

II. Die Ernährungsweise der Branchiobdellen in ihren verschiedenen Altersstadien.

Die jungen Tiere gehen, nachdem sie den Cocon verlassen haben, nicht sogleich an die Kiemen des Krebses, um das Blut zu saugen, sondern ernähren sich auf eine ganz andere Weise. Im Darm solcher jungen Tiere findet man eine meist schwärzlich gefärbte Masse, in der man alle möglichen organischen Bestandteile nachweisen kann, Überreste von Algen, mikroskopisch kleine Bruchstücke von anderen Pflanzen oder von Tieren und dergleichen, auch winzige Sandkörnchen trifft man häufig. Es ist kein Zweifel, dass die jungen Tiere anfangs mit den Lippen den Schleim aufsaugen, welcher sich auf der Oberfläche des Krebses und besonders in den Gelenken ansammelt, und in welchem die erwähnten Bestandteile sich vorfinden. Später, im Darm etwas grösserer Tiere

findet sich neben dem eben beschriebenen hin und wieder noch anderer Inhalt. Man trifft ihn dann oft mehr oder weniger mit einer roten oder blauen Masse angefüllt, deren nähere Untersuchung zeigt, dass sie aus gefressenen Pigmentzellen besteht, wie solche in der Haut-Duplicatur vorhanden sind, welche die innere Seite des Kiemendeckels überzieht; diese Haut selbst ist es also, welche von den Tieren angefressen worden ist.

Bei grösseren Tieren zeigt sich der Darminhalt nicht mehr dunkel gefärbt, er enthält jetzt regelmässig Blut vom Krebs, in welchem man hin und wieder ein zusammengefaltetes feines Häutchen erkennen kann, die Cuticula eines Kiemenspitzchens, das von den Branchiobdellen oft ganz abgebissen wird, wenn sie die Kiemen ansaugen. Sie machen es mit den feinen Fiederchen der Kiemen ebenso, wie mit einem jungen Wurm, den sie verschlingen, das heisst, sie suchen das Ende zu packen und bringen es ein Stück weit in ihren Schlund, wo es dann in einiger Entfernung von der Spitze angebissen wird. Geht der Einschnitt, den die Kiefer hervorbringen, weit genug, dass das Ende abreisst, so findet man dasselbe später im Darm der Branchiobdella wieder, sonst lässt die Branchiobdella dasselbe wieder fahren, nachdem sie eine genügende Menge von Blut verschluckt hat; und so findet man also später an den Krebskiemen entweder das Ende des Kiemen-Fiederchens abgerissen und die Stelle vernarbt, indem das Chitin eine dunkelbraune Färbung angenommen hat, oder das Endstück hängt noch an dem Kiemenfiederchen und hat ebenfalls eine braune Färbung angenommen, zum Zeichen, dass es nicht mehr zur Atmung dienen kann. Man braucht bloss die Kiemen eines von mehreren Branchiobdellen besetzten Krebses anzusehen, um schon mit blossem Auge an den schwarzen Pünktchen, den vernarbten Stellen, zu erkennen, dass mitunter eine ganz beträchtliche Anzahl, hin und wieder fast alle Kiemenfiederchen beschädigt und dadurch zum Teil für die Atmung untauglich geworden sind. Zieht man nun noch in Betracht, dass die Kiemen oft mit Dutzenden, ja wie ich gezählt habe, in einzelnen Fällen mit Hunderten von Cocons besetzt sind, deren breite Anheftungsfläche (Taf. IV, Fig. 49 und 64) bei der grossen Anzahl der Cocons auch noch einen beträchtlichen Teil der Kiemen verklebt und ebenfalls zur Atmung untauglich macht, so wird man mir zugeben müssen, dass ein Überhandnehmen der Branchiobdellen an einem Krebs dessen

Existenz durch Zerstörung seiner Atmungsorgane wohl gefährden kann. An den meisten Cocons der Tafel IV. ist die Scheibe, mit der sie angeheftet sind, nicht in ihrem vollen Umfange dargestellt, weil man die Grenze derselben nicht erkennen kann, so lange der Cocon an der Kieme sitzt, das Ablösen der ganzen Scheibe aber nur gelegentlich gelingt.

Um mich zu überzeugen, ob die Branchiobdellen auch die Krebseier anbeissen und aussaugen, wie dies behauptet wird, und die leeren Eier, die man häufig findet, nicht etwa auf andere Art zu Grunde gegangen sind, brachte ich in ein Glasgefäss zu einer Anzahl von Branchiobdellen einen Abdominalfuss vom weiblichen Krebs mit einer Anzahl daran befestigter Eier. Am anderen Morgen fanden sich zwei der Krebseier angebissen, und bei fast sämtlichen im Glas befindlichen Branchiobdellen sah man im vorderen Teil ihres Darmes den braunen Inhalt der Krebseier durchschimmern.

Werfen wir einen Blick auf die Tabellen I. und II., so sehen wir sofort, dass die norddeutschen Krebse viel weniger von den Parasiten heimgesucht sind. Es finden sich dort auch viel häufiger Krebse, an denen man gar keine Branchiobdellen antrifft, während dies an hiesigen Krebsen ziemlich selten vorkommt. Besondere Notizen hierüber habe ich nicht gemacht. Ziehen wir also bloss die Krebse in Betracht, welche von Parasiten besetzt sind, so kommen im Durchschnitt auf einen Krebs vom Steigerwald nach unserer I. Tabelle 25, auf einen solchen von Angermünde nach Tabelle II. nur 3 Branchiobdellen. Oder wenn wir lieber die kleinen Exemplare, welche ja, wie wir gesehen haben, noch nicht vom Blute des Krebses leben, und von denen doch die Mehrzahl nicht heranwächst, sondern vorher zu Grunde geht, hinweglassen, so kommen auf einen Krebs vom Steigerwald 6, auf einen solchen von Angermünde 2 grosse und mittlere Branchiobdellen. Dabei sind es im letzteren Falle hauptsächlich nur die kleineren und schwächeren B. hexodonta, im ersteren aber die grossen B. astaci, welche die Kiemen des Krebses zerstören. Die zweite Tabelle zeigt die Parasiten gleichmässiger am Krebs verteilt, während in der ersteren einzelne Krebse nur schwach, andere ausserordentlich stark, mit 60 bis 90 Parasiten besetzt sind. Dies rührt daher, dass die Krebse der zweiten Tabelle alle von einer Sendung stammten, in der ersten dagegen Krebse aus verschiedenen Gegenden des Steigerwaldes aufgeführt sind, wo

in einzelnen Bächen die B. astaci sehr stark überhand zu nehmen scheint, sodass wir z. B. am 14. Krebs 10 grosse und 11 mittlere, am 11. Krebs 16 grosse und 8 mittlere finden. Aus dem Jahre 1882 habe ich mir einen Fall notiert, wo sogar an einem Krebs, der sterbend aus dem Aquarium genommen wurde, an der rechten Kieme 13 grosse und 3 mittlere, an der linken 8 grosse und 4 mittlere B. astaci sassen, im ganzen also 21 grosse und 7 mittlere. Als ich im nächsten Jahr aus derselben Gegend durch Vermittelung des Händlers wieder Krebse zu haben wünschte, wurde mir gesagt, dass von dort her der Krebspest wegen nichts mehr zu erhalten wäre. Es ist gar nicht unmöglich, dass durch das massenhafte Auftreten der Branchiobdella an jenem Orte ein pestartiges Absterben der Krebse hervorgerufen wurde, jedenfalls muss ich gegenüber der Ansicht, dass die Branchiobdella für die Krebse ganz ungefährlich sei, hier nachdrücklich darauf hinweisen, dass dies nicht der Fall ist. Die Kiemen der eben besprochenen Krebse waren in einem solchen Zustande, dass nur noch der kleinste Teil derselben wirklich für die Atmung tauglich war, und wenn die hier aufgeführten auch nur die extremen Fälle waren, so zeigten sich doch auch die Kiemen anderer, mit weniger Branchiobdellen besetzter Krebse oft so zerfressen, dass der Krebs unmöglich als völlig gesund angesehen werden konnte. Es hätten Untersuchungen an Ort und Stelle vorgenommen werden müssen, um festzustellen, ob in den Bächen des Steigerwaldes das massenhafte Auftreten der Branchiobdella wirklich die Ursache des Absterbens der Krebse war, so lässt sich die Sache nicht entscheiden. Auch darüber gestattete mir die Zeit nicht, weitere Untersuchungen anzustellen, ob die Krebse vielleicht ausser von Branchiobdellen auch noch von anderen Parasiten, wie Trematoden, in aussergewöhnlichem Masse befallen waren, sodass etwa verschiedene Ursachen zusammen gewirkt hätten, um das Absterben der Krebse in den betreffenden Bächen des Steigerwaldes herbeizuführen.

Wir wollen nun, nachdem die einzelnen Organe für sich betrachtet worden sind, zur Übersicht kurz diejenigen Merkmale zusammenstellen (siehe Seite 78 u. 79), die wirklich zur Unterscheidung der einzelnen Varietäten benutzt werden können. Es muss jedoch

gleich bemerkt werden, dass die wenigsten eigentliche Unterscheidungs-Merkmale sind, weil sie durch ganz allmähliche Übergänge vermittelt werden.

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich, dass sich die einzelnen Varietäten nach der Ähnlichkeit oder Übereinstimmung der einzelnen Kennzeichen in ganz verschiedener Weise gruppieren. Nach den Kiefern müssen wir B. parasita und pentodonta zusammenstellen, die jedoch dabei eine Verschiedenheit in der Form derselben zeigen, welche nach einer Seite hin nahe an B. astaci, nach der anderen bis an B. hexodonta heranreicht. Letztere beiden Varietäten lassen sich aber, wie wir gesehen haben, nach ihren Kiefern deutlich von B. parasita trennen. In Bezug auf die Dissepimente ist B. pentodonta diejenige Form, welche von allen übrigen abweicht; B. parasita, astaci und hexodonta zeigen die gleiche Anordnung der Muskulatur. Was die Ausbildung des Penis anbetrifft, so haben wir gesehen, dass die beiden grösseren Varietäten den beiden kleineren gegenüberzustellen sind, indem letztere Verhältnisse zeigen, die wir bei jungen Tieren der ersteren vorfinden. In der Form des Receptaculum seminis weicht allein B. hexodonta von den übrigen dadurch ab, dass sie die cylindrische Gestalt auch im erwachsenen Zustande bewahrt, welche die anderen in ihrer Jugend längere oder kürzere Zeit zeigen. Das Gleiche gilt für die Spermatozoen von B. hexodonta, die im Gegensatz zu denen der übrigen ein spindelförmiges Kopfstück aufweisen. Auch hier ist aber keine scharfe Grenze zu ziehen, und sind die Spermatozoen von B. pentodonta denen der B. hexodonta sehr ähnlich. Bei der Betrachtung der Cocons konnten wir nachweisen, dass eine scharfe Unterscheidung ganz unmöglich und ein allmählicher Übergang von den kleinen der Zwergrassen zu den grossen der B. parasita und B. astaci vorhanden ist. In der Gestalt des Kopfes weicht auch wieder B. hexodonta von den anderen ab, zwischen denen nur mit Mühe ein Unterschied zu finden ist. In der Färbung stehen die beiden grösseren Rassen den beiden kleineren gegenüber. Im Vorkommen stimmen B. astaci und hexodonta, und andererseits B. parasita und pentodonta unter sich überein.

Die als B. heterodonta beschriebene Form schliesst sich in den meisten Eigenschaften an B. pentodonta an.

Was nun die Gründe betrifft, welche mich veranlasst haben, die verschiedenen Formen für Varietäten zu erklären, so bestehen sie

var. astaci.	var. parasita.
Grösse des erwachsenen Tieres etwa 12 mm.	etwa 10 mm.
Kiefer von ungleicher Grösse. Dreieckig. Oberkiefer, von der Basis zur Spitze gemessen, meist 3 mal so gross, als der Unterkiefer. Von der Form eines gleichseitigen Dreiecks, bei jungen Tieren ist jedoch die Basis kürzer, als die Höhe. Mit rudimentären, nach der Fläche des Kiefers gerückten Seitenzähnchen.	Kiefer von gleicher Grösse. Dreieckig. Basis doppelt so lang als die Höhe. Bei jungen Tieren ist die Basis gleich der Höhe oder kürzer als dieselbe. 1 grosses mittleres und 3 am Rande hervorstehende Seitenzähnchen.
Muskeln der Dissepimente schwach, stehen in einer Reihe.	stark, in einer Reihe.
Receptaculum seminis beim erwachsenen Tier birnförmig.	wie B. astaci.
Penis mit muskulöser Anschwellung an der Basis, mit deutlichen Widerhäkchen beim erwachsenen Tier. Mündung der Samenkanälchen in der Mitte des Atriums.	wie B. astaci.
Spermatozoen gross, Kopfstück cylindrisch.	wie B. astaci.
Eier im Mittel 0,60 mm.	im Mittel 0,50 mm.
Kopf des Tieres wenig breiter als die ersten Leibesringel, sich stark nach vorn verschmälernd.	deutlich breiter als die ersten Leibesringel, nach vorn wenig verschmälert.
Färbung fleischfarbig, mehr rötlich. Junge Tiere durchsichtig oder weisslich.	fleischfarbig, mehr gelb. Junge Tiere wie bei B. astaci.
Aufenthaltsort am Krebs: Kiemen.	Aussenseite.

var. hexodonta.	**var. pentodonta.**
etwa 6 mm.	etwa 4 mm.
Kiefer von gleicher Grösse. Im Umriss viereckig. 2 grössere seitliche und im Oberkiefer 4, im Unterkiefer 3 mittlere Zähnchen.	Kiefer von gleicher Grösse. Im Umriss fünfeckig. Basis breiter als die Höhe. 1 grösseres mittleres und 2 am Rande hervorstehende Seitenzähnchen.
sehr schwach, in einer Reihe.	mit senkrecht zur Fläche des Dissepimentes vortretenden Muskelgruppen.
beim erwachsenen Tier cylindrisch.	wie B. astaci.
meist ohne deutlich erkennbare Widerhäkchen, Mündung der Samenkanälchen nahe dem blinden Ende des Atriums. Wie bei jungen B. astaci und parasita.	wie B. hexodonta.
klein, Kopfstück spindelförmig.	klein, Kopfstück cylindrisch, wie bei jungen B. astaci und parasita.
im Mittel 0,40 mm.	im Mittel 0,30 mm.
nicht breiter als die ersten Leibesringel, nach vorn sich kaum verschmälernd. In der Mitte und meist auch vor dem hinteren Rande eine deutliche Furche.	wie B. parasita.
stets durchsichtig oder weisslich.	wie bei jungen Tieren von B. parasita und astaci.
Kiemen.	Aussenseite.

in folgendem. Nehmen wir an, die Übergänge zwischen var. parasita und pentodonta wären nicht vorhanden, und wir hätten mit Gruber vier Arten aufgestellt, so würden sich var. astaci und parasita am nächsten stehen, da sie ausser in der Form der Kiefer die grösste Übereinstimmung zeigen. Var. hexodonta und pentodonta aber würden zwei von den vorigen und unter sich stärker abweichende Arten darstellen, die zwar darin unter sich übereinstimmen, dass ihre Geschlechtsorgane dauernd die Zustände zeigen, welche bei den ersteren in der Jugend durchlaufen werden, von denen aber var. hexodonta durch die Form der Kiefer und des Kopfes und durch die Gestalt der Spermatozoen, var. pentodonta durch ihre Dissepimente und die Kiefer hauptsächlich sich unterscheiden würden. Nun sind wir aber gezwungen, var. parasita und pentodonta, die zweitgrösste und die kleinste Form zu vereinigen, und haben dann in dieser Gruppe eine Variabilität der einzelnen Organe, die viel bedeutender ist, als die Unterschiede, welche zwischen var. astaci und hexodonta einerseits und parasita-pentodonta andererseits dann noch bestehen bleiben. Es lässt sich durchaus nicht läugnen, dass man zwischen jeder der beiden erstgenannten Formen und der letzteren Gruppe wirklich eine deutliche Grenze ziehen kann, wollte man aber daraufhin nun etwa drei besondere Arten aufstellen, so liegt auf der Hand, dass man damit eine sehr ungleiche Scheidung vorgenommen und eben weiter nichts gethan hätte, als dass man von einer ganzen Gruppe von Varietäten die beiden äussersten Formen abgetrennt hätte. Das Fehlen der Zwischenformen zwischen B. astaci, B. hexodonta und B. parasita erklärt sich durch die Trennung, welche in Bezug auf den gewöhnlichen Aufenthaltsort stattgefunden hat, wodurch die an den Kiemen sitzenden mit den für gewöhnlich aussen am Krebs lebenden var. parasita und pentodonta selten zusammentreffen. Es sind var. astaci und hexodonta auch jedenfalls früher, als pentodonta aus var. parasita entstanden, sodass die Unterschiede, die sie aufweisen, mehr Konstanz zeigen. Ich halte es aber durchaus nicht für unmöglich, dass man an anderen Orten vielleicht noch Bastarde oder auch solche Tiere finden wird, bei denen sich die Eigenschaften der ursprünglichen Übergangsformen erhalten haben. Zwischen B. parasita und B. astaci liegen ja in den überzähligen Zähnchen der einen und den rudimentären der anderen Anfang und Ende einer solchen Übergangsreihe bereits vor.

Aus der Thatsache, dass überhaupt eine Meinungsverschiedenheit darüber entstehen konnte, ob man die auf dem Krebse vorkommenden Formen der Branchiobdella als Arten oder als Varietäten zu betrachten habe, ergibt sich von selbst, dass wir in derselben eine Tierform vor uns haben, durch deren genaueres Studium sich vielleicht einige Beiträge für unsere Kenntnis von der Entstehung der Arten werden liefern lassen. Nach den vorliegenden Beobachtungen ist kein Zweifel, dass die Branchiobdella gerade auf dem Punkte steht, aus einer Anzahl von Varietäten heraus neue Arten zu bilden. So hat denn auch bereits Gruber eine Theorie zur Erklärung der verschiedenen Formen der Kiefer aufgestellt, indem er annimmt, dass die Gestalt der Kiefer dadurch bedingt sei, dass die Tiere je nach ihrem Vorkommen an verschiedenen Teilen des Krebses verschieden harte Substanzen zu durchbeissen hätten. Er stützt sich dabei auf die von uns bereits als irrtümlich zurückgewiesene Darstellung von Whitman, wonach B. pentodonda hauptsächlich an der inneren Seite vom ersten langen Glied des vordersten Paares der Gehfüsse vom Krebs vorkommen soll, und nimmt ausserdem an, dass die B. hexodonta an der Aussenseite des Krebses an einem von ihm allerdings noch nicht herausgefundenen besonderen Bezirke vorkommt, während B. parasita sich einen anderen Bezirk, auch an der Aussenseite des Krebses, ausgewählt hätte. Wir haben gesehen, dass auch dies nicht mit den Thatsachen übereinstimmt, denn var. parasita kommt an allen Stellen der Aussenseite des Krebses und gelegentlich auch an den Kiemen vor, und der Aufenthaltsort der var. hexodonta sind ganz vorzugsweise die Kiemen. Da nun auch var. astaci zumeist an den Kiemen vorkommt, so finden sich an dieser Stelle gerade diejenigen beiden Varietäten, deren Kiefer untereinander die am meisten abweichende Form haben, und damit ist also die Vermutung Gruber's, dass die Form der Kiefer durch die den Branchiobdellen zur Nahrung dienenden Stoffe bedingt sein solle, hinfällig geworden. Es wäre überhaupt ganz unrichtig, etwa zu glauben, dass B. parasita, oder gar die kleine B. pentodonta den dicken Chitinpanzer des Krebses durchbeissen könnte. Dass die Ernährungsweise der verschiedenen Varietäten im wesentlichen die gleiche ist, habe ich oben näher auseinandergesetzt.

So müssen wir also von einer anderen Seite aus den Versuch machen, die Entstehung der verschiedenen Varietäten auseinander

zu erklären. Einen Punkt haben wir schon durch die Untersuchung der verschiedenen Organe, besonders der Kiefer und Dissepimente feststellen können, den nämlich, dass B. parasita ohne Zweifel diejenige Form ist, aus welcher sich die anderen entwickelt haben. Wenn wir nun nach einer Erklärung suchen, wie wohl die anderen Varietäten aus dieser entstanden sind, so könnte uns zunächst der Umstand, dass die an den Kiemen der norddeutschen Krebse zu findende var. hexodonta in Süddeutschland durch die var. astaci vertreten wird, auf den Gedanken bringen, dass äussere Einflüsse die Ursache dieser lokalen Verteilung wären. Man könnte annehmen, dass vielleicht gewisse Unterschiede in der Temperatur oder in dem Gehalt an gelösten Stoffen oder in sonstigen Eigenschaften des Wassers, welche auf die Krebse selbst ohne Einwirkung gewesen wären, doch auf die an ihnen sitzenden Schmarotzer einen solchen umbildenden Einfluss geäussert hätten. Aber diese Vermutung wird durch die Wahrnehmung widerlegt, dass schon das Wasser ein und desselben Baches nahe der Quelle und weiter abwärts bedeutende Unterschiede in der Temperatur zeigen kann, und dass je nach den geologischen Verhältnissen der Gegend oft im Umkreis weniger Stunden verschiedene Bäche ganz verschieden hartes oder weiches Wasser führen können. Wenn wir demnach solchen äusseren Existenzbedingungen einen Einfluss auf die Umgestaltung der beiden Varietäten absprechen müssen, so finden wir, dass die Verhältnisse im übrigen für B. astaci und hexodonta einerseits und für B. parasita und pentodonta andererseits so durchaus gleiche sind, dass eigentlich nur zwei Varietäten, eine an den Kiemen und eine andere, aussen am Krebs lebende, hätten entstehen können. Aber auch dieser Unterschied im Aufenthaltsort kann keinen Einfluss gehabt haben, sonst müssten doch wenigstens B. astaci und hexodonta unter sich am ähnlichsten sein und beide in übereinstimmenden Merkmalen von B. parasita abweichen, was nicht der Fall ist. Wir haben also nach den Ursachen der Varietätenbildung bei den Tieren selbst zu suchen und wollen sehen, ob es uns an der Hand der folgenden Betrachtungen gelingt, eine Erklärung zu finden.

Wenn wir einen Einblick gewinnen wollen, wie wohl die anderen Varietäten aus B. parasita entstanden sind, so haben wir fürs erste die Thatsache ins Auge zu fassen, dass alle Individuen der Branchiobdella ihre Geschlechtsreife bereits erlangen, wenn das Tier erst

die Hälfte seiner definitiven Grösse erreicht hat. Daraus folgt die weitere Thatsache, dass die anfangs abgelegten Eier kleiner sind, als die später von demselben Tier abgesetzten. Die Tabellen IV. und V. zeigen, dass die Unterschiede innerhalb jeder Varietät ziemlich beträchtlich sind.

Nun haben wir aber weiter gefunden, dass die Tiere aus den kleineren Eiern, trotzdem sie an Körpergrösse hinter den anderen zurückstehen, doch ihre Geschlechtsorgane weiter ausgebildet zeigen, als die letzteren. Auch dieser Unterschied lässt sich schon innerhalb jeder Varietät, und zwar am deutlichsten bei B. parasita feststellen. Der letzte Punkt erfordert eine nähere Besprechung. Es könnte auffallend erscheinen, dass diejenigen Individuen, welche aus kleineren Eiern entstanden sind, und also weniger Nährmaterial zur Verfügung hatten, ihre Geschlechtsstoffe dennoch früher zur Entwickelung bringen, als die anderen, da man doch erwarten sollte, dass die vorhandenen Nährstoffe in erster Linie dazu verwendet würden, um dem Tier seine bestimmte Körpergrösse zu geben, und dass erst, wenn diese erreicht ist, eine Ausbildung der Fortpflanzungselemente stattfände. Die Thatsachen zeigen, dass diese Voraussetzung nicht zutrifft, denn es ist nicht das Erreichen einer bestimmten absoluten Körpergrösse, wovon die Ausbildung der Fortpflanzungsorgane abhängig ist, sondern dieselbe setzt bloss die Entwickelung anderer Organe voraus, gleichgültig ob dieselben kräftig oder schwächer ausgebildet werden. Ein Beispiel aus dem Pflanzenreich mag erläutern, was ich damit meine. Eine Pflanze (nehmen wir z. B. die Roggenpflanze von unseren Feldern), welche auf kräftigem Boden Manneshöhe erreicht, bleibt auf sterilem Boden klein, wird kaum ein paar Fuss hoch, trotzdem findet aber der ganze Cyklus der Lebenserscheinungen, bis zur Ausbildung keimfähiger Samen, seinen Ablauf.

Bei unseren Tieren nun finden wir in jeder Zelle des Embryo eine gewisse Anzahl von Dotterkörnchen liegen. Dieselben werden von ihr aufgebraucht, und von ihrer Menge hängt es ab, was für eine Grösse die betreffende Zelle erreichen kann. Die Ausbildung der einzelnen Organe findet in einer bestimmten Reihenfolge statt, die Fortpflanzungsorgane kommen zuletzt an die Reihe. Sie entwickeln sich, sobald die übrigen auf einem gewissen Stadium angekommen sind, ganz ohne Rücksicht auf die Grösse, welche jene dabei erreicht haben.

Ob die Embryonen in den kleinen Cocons überhaupt weniger Zeit brauchen bis zum Ausschlüpfen, als die in den grossen, ist eine Frage für sich, aber es ist wahrscheinlich, dass dies so ist. Für uns handelt es sich hier bloss um die Thatsache, dass in dem Augenblick, wo die Tiere den Cocon verlassen, die kleinen bereits weiter entwickelte Geschlechtsorgane haben, als die anderen. Die ersteren haben infolgedessen, sobald sie völlig geschlechtsreif geworden sind, eine geringere Körpergrösse als die letzteren, denn der einmal vorhandene Unterschied wird, wie die Beobachtung zeigt, nicht dadurch ausgeglichen, dass die kleineren mehr Nahrung zu sich nehmen und schneller wachsen, als die grösseren. Denken wir uns nun, dass die kleineren Tiere gleich, wenn sie geschlechtsreif geworden sind, sich wieder begatten, so werden die ersten Eier dieser zweiten Generation noch kleiner ausfallen, als die der ersten. Umgekehrt aber werden nach der anderen Seite hin dadurch, dass sich zwei erwachsene, kräftig entwickelte Tiere begatten, aus den grösseren so erzeugten Eiern grössere Tiere entstehen müssen. Wir haben also in dem Umstand, dass die Geschlechtsthätigkeit nicht bloss auf völlig erwachsene Tiere beschränkt ist, eine Ursache, welche bewirkt, dass innerhalb einer Varietät verschieden grosse Tiere entstehen.

Nun hängt aber nicht bloss die Ausbildung der Geschlechtsorgane von der Menge des Nahrungsmaterials ab, welches dem Embryo im Cocon zur Verfügung steht, auch für die Ausbildung der Kiefer können wir einen direkten Einfluss desselben nachweisen. Wie unsere Fig. 24, Taf. III. zeigt, beginnen die Zellen der Kieferpapille bereits im Cocon, die Cuticularsubstanz abzuscheiden, welche den Kiefer bildet. Wir sehen, dass dieselben die Dotterkörnchen bereits verbraucht haben, während die anderen Elemente, Muskel-, Nerven- und Drüsenzellen noch davon erfüllt sind. Steht den Zellen der Papille nun reiches Dottermaterial zur Verfügung, so wird der Embryo beim Ausschlüpfen bereits stärker ausgebildete und festere Kiefer besitzen, als ein solcher, wo Mangel an Dotterkörnchen vorhanden war. Das Tier wird also früher imstande sein, seine Kiefer kräftig zu benutzen, und den Vorsprung, den es vor den anderen schon durch die bessere Ausstattung des Eies mit Nährmaterial hatte, noch dadurch vergrössern, dass es früher als jene befähigt ist, die Kiemen des Krebses anzubeissen. Wie die Secretionsthätigkeit der Zellen, wird auch ihre Grösse und die Grösse der von ihnen zu-

sammengesetzten Papille durch die gleichen Einflüsse umgestaltet. Je kräftiger das Tier entwickelt ist, um so kräftiger ist auch die Papille ausgebildet; ist das Tier schwächlich entwickelt, so tritt dieselbe kaum über die benachbarten Zellen des Schlundes hervor und bleibt schmal und stumpf. Fig. 4 und 6 und Fig. 14 und 15 zeigen, dass die beiden grösseren und die beiden kleineren Formen darin unter sich übereinstimmen; ein Unterschied in diesem Sinne lässt sich aber auch schon innerhalb jeder Varietät nachweisen.

Kehren wir nun zu unserer Stammform B. parasita zurück, von der wir ausgingen, so haben wir uns also von der Möglichkeit überzeugt, dass im Laufe der Zeit eine Reihe verschieden grosser und mit etwas verschieden gestalteten Kiefern ausgestatteter Individuen sich ausbilden können. Es muss dies aber anfangs eine ganz kontinuierliche Reihe sein, da kein Grund vorhanden zu sein scheint, dass sich bloss die Extreme erhalten und die Zwischenformen ausfallen sollten. Im Gegenteil würden, wenn keine weiteren Einflüsse thätig wären, grade die Mittelformen am allerzahlreichsten sein. Faktisch sind aber diese Zwischenformen zwischen den Varietäten, welche sich aus B. parasita herausgebildet haben, zum grossen Teil doch verschwunden. Es ist schwer, die wahren Ursachen hierfür herauszufinden; vielleicht mag eine derselben in folgendem bestehen.

Denken wir uns, dass eine Anzahl verschieden grosser Embryonen zu gleicher Zeit ihre Cocons verlassen hätten, und dass diese Tiere, ohne dass irgendeines davon durch äussere Einflüsse zu Grunde ginge, heranwüchsen und sich vermehrten. Dann würden zu der Zeit, wo die grossen Tiere anfangen, ihre Eier abzulegen, die kleinsten schon eine grössere Anzahl, die mittleren eine geringere Anzahl produziert haben, weil bei jenen die Ausbildung der Geschlechtsorgane schneller vor sich gegangen ist. Eine Kurve, deren Abscissen die Grösse der Tiere, deren Ordinaten die Anzahl der produzierten Nachkommenschaft darstellt, würde also von den grösseren nach den kleineren Tieren zu kontinuierlich ansteigen. Nehmen wir jetzt umgekehrt einmal an, wir hätten von jeder Grösse eine bestimmte Anzahl Tiere auf einen Krebs gebracht, und die Tiere vermehrten sich nicht, sondern wären jetzt bloss den auf sie einwirkenden zerstörenden Einflüssen preisgegeben, so würde auch hier nach Ablauf einer gewissen Zeit die Anzahl der Tiere verschiedener Grösse ganz ungleich sein. Jetzt würden aber die grösseren über-

wiegen. Denn die kleineren waren mehr der Gefahr unterworfen, entweder, wenn sie an der Aussenseite des Krebses sassen, abgestreift, oder wenn sie an den Kiemen sassen, durch die Bewegung derselben und den Wasserstrom, der durch die Kiemenhöhle geht, hinweggerissen und fortgeführt zu werden, weil sie sich mit ihrem schwächeren Saugnapf nicht so festhalten konnten. Ausserdem wissen wir, dass die grösseren Tiere gar nicht selten die kleineren, auch diejenigen, welche ihnen nur wenig an Grösse nachstehen, auffressen. Eine Kurve, welche diese Verhältnisse darstellte, würde ihr Maximum bei den grössten Tieren haben und nach der anderen Seite hin sinken. So sind also doch die Extreme, jedes in besonderer Weise, begünstigt. Der Verlust, den die kleineren Tiere durch die angeführten äusseren Einflüsse erleiden, kann bei ihnen schneller, als bei den mittleren Tieren durch zahlreichen Nachwuchs ausgeglichen werden. Die Tiere der grösseren Formen werden sich gegenseitig zu verdrängen suchen, und die stärksten werden dabei gegen die mittleren im Vorteil sein. Ein einzelnes Individuum wird um so erfolgreicher in diesem Kampfe sich behaupten, je grösser es ist, und hat bessere Aussicht, länger zu leben und aus den später abgelegten grösseren Eiern grössere Nachkommenschaft zu erzielen. Sobald aber erst die grossen und die kleinen Individuen anfangen, der Zahl nach zu überwiegen, so ist damit auch der Anfang zum allmählichen Verschwinden der mittleren gemacht.

So liesse sich vielleicht erklären, wie in der Varietätengruppe parasita-pentodonta eine grössere und eine Zwergrasse entstanden sind, und wie zu einer früheren Zeit aus B. parasita nach der einen Seite hin die grössere B. astaci, nach der anderen hin die kleinere B. hexodonta hervorgegangen sind, wobei einer besonderen Weiterentwickelung der letzteren beiden Formen dadurch Vorschub geleistet wurde, dass sie sich, im Gegensatz zu B. parasita, als gewöhnlichen Aufenthaltsort die Kiemenhöhle des Krebses wählten. Wir haben also hier den interessanten Fall, dass sozusagen vor unseren Augen neue Arten stehen, auch ohne dass eine Veränderung der äusseren Existenzbedingungen stattgefunden hat.

Wie kompliziert und unzugänglich für eine einfache Erklärung die Verhältnisse bei der Varietätenbildung dabei im einzelnen jedoch noch sind, ersehen wir aus dem Auftreten der als B. heterodonta bezeichneten Form. Es ist nicht möglich einzusehen, was für einen

Vorteil dieses Tier durch das eine überzählige Zähnchen in seinem unsymmetrischen Oberkiefer den anderen Zwischenformen gegenüber haben könnte, und doch ist dasselbe in auffallend grösserer Anzahl als die anderen Zwischenformen zu finden.

Betrachten wir die Umformung der Dissepimente zwischen den Segmenten der Geschlechtsorgane in der Gruppe parasita-pentodonta, so sehen wir, dass dieselben bei der kleineren Varietät mit früher ausgebildeten Geschlechtsorganen eine besondere Weiterbildung dadurch zeigen, dass gewisse Muskelgruppen aus der Reihe der übrigen heraustreten. Taf. IV, Fig. 41. Nach der anderen Seite hin zeigt B. astaci (Fig. 38), die grössere Form mit langsamer sich entwickelnden Geschlechtsorganen, die Muskel-Elemente ihrer Dissepimente schwächer ausgebildet, als B. parasita. Wenn uns nur diese Tiere bekannt wären, so würde vielleicht niemand zweifeln, dass wir hier einen sehr einfachen und gut zu erklärenden Fall von Correlation der Organe vor uns hätten, und die nahe Beziehung dieser Erscheinungen würde ganz selbstverständlich erscheinen. Da findet sich nun aber B. hexodonta, eine Zwergrasse wie B. pentodonta und ebenfalls mit früh ausgebildeten Geschlechtsorganen, und zeigt uns durch ihre noch schwächer als bei der grössten Varietät entwickelten Dissepimente, (Fig. 37) dass wir es bei der Correlation gewöhnlich mit höchst verwickelten Erscheinungen zu thun haben, deren näheren Zusammenhang nachzuweisen wir nicht imstande sind.

Würzburg, im Februar 1884.

Tabelle I.

Krebse vom Steigerwald.

No. des Krebses	var. astaci				var. parasita				var. hexodonta				var. pentodonta				var. heterodonta				Embryon Form.	Branchiobdella varians.			
	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl	kleine	Summa		grosse	mittl.	kleine	Summa
1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	2	—	2	—	—	4	—	**4**
2	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	**2**
3	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	**1**
4	—	2	2	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	1	—	1	3	—	5	5	**10**
5	—	—	1	1	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	**3**
6	—	—	5	5	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	—	—	15	**15**
7	9	1	40	50	—	—	2	2	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	1	1	8	9	1	53	**63**
8	10	1	62	73	—	2	7	9	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	1	1	12	10	4	82	**96**
9	1	1	23	25	—	7	2	9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	9	1	8	34	**43**
10	—	2	45	47	—	2	2	4	—	—	—	—	—	1	—	1	—	1	1	2	13	—	6	61	**67**
11	16	3	53	72	—	5	9	14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7	16	8	69	**93**
12	—	—	—	—	—	3	—	3	—	6	—	6	—	2	2	4	—	—	4	4	2	—	11	8	**19***)
13	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	1	1	—	1	4	5	1	—	3	6	**9****)
14	10	11	37	58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	10	11	39	**60**
15	1	—	5	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	4	—	—	—	—	6	1	—	15	**16**
16	2	3	1	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	2	3	3	**8**
17	2	1	5	8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	2	2	1	8	**11**
18	—	—	—	—	2	4	6	12	—	—	—	—	—	1		1	—	—	1	1	—	2	5	7	**14*****)
19	—	—	—	—	1	1	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	**2**
20	3	—	2	5	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	2	**7**
21	—	—	—	—	1	—	1	2	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	1	—	2	**3**
22	1	—	—	1	2	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	3	—	1	**4**
S.	57	26	281	364	7	27	30	64	—	7	—	7	—	10	11	21	—	5	16	21	73	64	75	411	**550**
Dazu die unten angeführten																						—	1	5	**6**
																						64	76	416	**556**

*) ausserdem 2 kleine $\frac{{}_{3}1_{2}}{{}_{3}1_{2}}$ **) 1 kl. $\frac{{}_{3}1_{2}}{{}_{2}1_{3}}$ 1 kl. $\frac{{}_{3}1_{0}}{{}_{2}1_{2}}$ ***) 1 mittel $\frac{{}_{3}1_{2}}{{}_{3}1_{3}}$ 1 kl. $\frac{{}_{3}1_{3}}{{}_{4}1_{3}}$

Tabelle II.

Krebse von Angermünde.

No. des Krebses	var. astaci				var. parasita				var. hexodonta				var. pentodonta				var. heterodonta				Embryon. Form	Branchiobdella var.			
	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa		grosse	mittl.	kleine	Summa
23	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	2	—	2
25	—	—	—	—	—	2	1	3	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	3	1	4
26	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
27	—	—	—	—	—	1	—	1	—	4	—	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	—	5
28	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	1
30	—	—	—	—	—	1	—	1	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	3
31	—	—	—	—	—	1	—	1	—	2	—	2	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	3	1	4
32	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
33	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	1
34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
35	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1	2
36	—	—	—	—	1	1	—	2	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	4
37	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	1	2	3
38	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2
39	—	—	—	—	—	—	1	1	—	3	1	4	—	—	1	1	—	—	1	1	—	—	3	4	7
40	—	—	—	—	—	1	1	2	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	3
41	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1*)
42	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	2	—	2
43	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
45	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1
46	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
47	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	2	—	—	1	1	—	1	3	4	—	—	2	6	8
48	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	1	1
	—	—	—	—	4	9	4	17	—	26	4	30	—	1	3	4	—	3	10	13	—	4	39	21	64

*) 1 kl. $\frac{{}_4 1_3}{{}_3 1_3}$.

No. des Krebses.	var. astaci				var. parasita				var. hexodonta				var. pentodonta				var. heterodonta				Embryon. Form.	Branchiobdella var.			
	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa	grosse	mittl.	kleine	Summa		grosse	mittl.	kleine	Summa
	—	—	—	—	4	9	4	17	—	26	4	30	—	1	3	4	—	3	10	13	—	4	39	21	64
50	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1
51	—	—	—	—	1	—	—	1	-	2	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	3
52	—	—	—	—	1	—	—	1	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1	—	1	1	1	3
53	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	2	6	—	—	—	—	—	—	4	4	—	—	4	6	10
54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	1	5
55	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	2	2	—	—	—	3	3
56	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	2	2
57	—	—	—	—	—	1	—	1	—	5	—	5	—	1	1	2	—	—	—	—	—	—	7	1	8
58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	4
59	—	—	—	—	1	1	—	2	—	5	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	6	—	7
60	-	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	1
S.	—	—	—	—	8	11	4	23	—	51	10	61	—	2	5	7	—	3	17	20	—	8	67	36	111
																						—	—	1	1
																						8	67	37	112.

Tabelle III. **Cocons.**

Steigerwald						Angermünde					
No. d. Krebse		Länge	Breite	Stiel	Zipfel	No. d. Krebse		Länge	Breite	Stiel	Zipfel
		in Millimetern						in Millimetern			
	Bauch T. IV. F. 58	0,35	0,25	0,10	0,10	27	Kiemen Fig. 54	0,40	0,30	—	0,00
		0,30	0,20	—	0,10	31	Antennen . . .	0,35	0,30	0,10	0,05
	Antennen . . .	0,30	0,20	0,05	0,00	33	Schere	0,35	0,30	0,10	0,04
	Kiemen Fig. 59 .	0,65	0,45	0,20	0,10	36	Kiemen . . .	0,40	0,35	0,15	0,00
	Fig. 57 .	0,60	0,45	0,35	0,00			0,35	0,30	—	0,00
		0,60	0,45	—	0,05	37	Kiemen . . .	0,45	0,30	0,15	0,00
	Antennen Fig. 50	0,30	0,25	0,10	0,07	39	Kiemen . . .	0,30	0,30	0,15	0,00
14	Kiemen Fig. 62 .	0,70	0,45	0,30	0,25		Bauch	0,55	0,40	0,25	0,00
	Fig. 61 .	0,70	0,45	0,25	0,30			0,50	0,30	0,30	0,00
		0,65	0,45	0,45	0,45			0,50	0,30	0,15	0,01
	Fig. 56 .	0,60	0,45	0,65	0,60	42	Kiemen . . .	0,40	0,35	0,15	0,00
		0,60	0,45	0,65	0,15	43	Schere	0,40	0,30	0,15	0,03
		0,50	0,45	0,60	0,10			0,30	0,30	0,10	0,07
15	Kiemen . . .	0,65	0,40	0,15	0,10	47	Kiemen . . .	0,45	0,35	0,15	0,00
		0,60	0,45	0,20	0,10			0,40	0,30	0,15	0,02
		0,60	0,40	0,35	0,20	53	Kiemen . . .	0,40	0,30	—	0,10
		0,60	0,40	0,30	0,10			0,35	0,30	—	0,01
		0,50	0,45	0,20	0,15		Antennen . . .	0,30	0,30	0,10	0,05
	Bauch	0,30	0,25	0,10	0,10	54	Kiemen . . .	0,40	0,30	0,15	0,03
	Antennen Fig. 51	0,35	0,25	0,15	0,00						
		0,30	0,25	0,10	0,05						
		0,30	0,25	0,05	0,06						
17	Kiemen . . .	0,65	0,40	0,35	0,05						
		0,65	0,40	0,25	0,20						
		0,60	0,40	0,55	0,15						
		0,60	0,40	0,20	0,05						
		0,50	0,40	0,30	0,10						
	Antennen . . .	0,30	0,25	0,10	0,00						
		0,30	0,25	0,10	0,00						
20	Kiemen Fig. 60 .	0,70	0,45	0,55	0,05						
		0,70	0,45	0,45	0,10						
		0,65	0,45	—	0,10						
	Fig. 58 .	0,55	0,45	0,55	0,03						
21	Antennen . . .	0,30	0,25	0,10	0,00						

Tabelle IV.

Krebse vom Steigerwald.

Kiemen				Bauch				Scheren				Antennen			
Länge	Breite	Stiel	Zipfel	Länge	Breite	Stiel	Zipfel	Länge	Breite	Stiel	Zipfel	Länge	Breite	Stiel	Zipfel
0,70	0,45	0,55	0,05	0,35	0,25	0,10	0,10	—	—	—	—	0,35	0,25	0,15	0,00
0,70	0,45	0,45	0,10	0,30	0,25	0,10	0,10	—	—	—	—	0,30	0,25	0,10	0,07
0,70	0,45	0,30	0,25	0,30	0,20	—	0,10	—	—	—	—	0,30	0,25	0,10	0,05
0,70	0,45	0,25	0,30	—	—	—	—	—	—	—	—	0,30	0,25	0,10	0,00
0,65	0,45	0,45	0,45	—	—	—	—	—	—	—	—	0,30	0,25	0,10	0,00
0,65	0,45	—	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	0,30	0,25	0,05	0,06
0,65	0,45	0,20	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	0,30	0,20	0,05	0,00
0,65	0,40	0,35	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,65	0,40	0,25	0,20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,65	0,40	0,15	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,45	0,65	0,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,45	0,35	0,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,45	0,20	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,45	—	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,40	0,55	0,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,40	0,35	0,20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,40	0,30	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,60	0,40	0,20	0,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,55	0,45	0,55	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,50	0,45	0,60	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,50	0,45	0,20	0,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,50	0,40	0,30	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tabelle V.

Krebse von Angermünde.

0,45	0,35	0,15	0,00	0,55	0,40	0,25	0,00	0,40	0,30	0,10	0,03	0,35	0,30	0,10	0,05
0,45	0,30	0,15	0,00	0,50	0,30	0,30	0,00	0,35	0,30	0,10	0,04	0,30	0,30	0,10	0,05
0,40	0,35	0,15	0,00	0,50	0,30	0,15	0,01	0,30	0,30	0,10	0,07	—	—	—	—
0,40	0,35	0,15	0,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,40	0,30	0,15	0,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,40	0,30	0,15	0,02	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,40	0,30	—	0,10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,40	0,30	—	0,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,35	0,30	—	0,01	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,35	0,30	—	0,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0,30	0,30	0,15	0,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Tafelerklärung.

Taf. II. Kiefer von Branchiobdella varians.

Fig. 1. bis 5. var. astaci.
„ 6. bis 9. „ parasita.
„ 10, 11. „ heterodonta.
„ 12. bis 14. „ pentodonta.
„ 15. bis 19. „ hexodonta.
„ 20. „ parasita.
„ 21, 22. „ heterodonta.
„ 23. „ pentodonta.

Taf. III. Fig. 24. Sagittalschnitt durch den Kiefer einer jungen B. astaci. *s* = Schlundring.
„ 25. Querschnitt durch den Kiefer einer jungen B. parasita an der Stelle, welche in Fig. 24 durch den Pfeil bezeichnet ist.
„ 26. Sagittalschnitt durch den Kiefer einer erwachsenen B. astaci. *g* = Gefässschlinge.
„ 27. Kiefer von B. parasita, an der Cuticula des Schlundes sitzend. *cs* = Cuticularsubstanz neben dem Kiefer.
„ 28. Kiefer von B. parasita. *cs* = Cuticularsubstanz neben dem Kiefer.
„ 29. Dissepiment $^6/_7$ von B. parasita. *w* = Wimpertrichter. *n* = Bauchstrang, darüber das Bauchgefäss.
„ 30. Kiefer von B. parasita.
„ 31. Kopf von B. astaci.
„ 32. „ „ B. parasita.
„ 33. „ „ B. hexodonta.
„ 34. Schema für die Umbildung der Kiefer.
„ 35. Kiefer von B. astaci.

Taf. IV. Fig. 36. Optischer Längsschnitt durch eine junge B. pentodonta, um die verschiedene Form der Dissepimente zu zeigen.

Fig. 37.	var. hexodonta.	Rechte	Hälfte	vom	Dissepiment	6/7.
„ 38.	„ astaci.	„	„	„	„	„
„ 39.	„ parasita.	„	„	„	„	„
„ 40, 41.	„ pentodonta.	„	„	„	„	„
„ 42, 43.	„ heterodonta.	„	„	„	„	„
„ 44.	„ pentodonta.	„	„	„	„	3/4.
„ 45.	„ „	„	„	„	„	4/5.
„ 46.	„ „	„	„	„	„	5/6.
„ 47.	Embryo (pentodonta).	„	„	„	„	7/8.

„ 48. Stück von einem Cocon mit den „braunen Schüppchen."
„ 49. Cocon nach dem Ausschlüpfen des Tieres.
„ 50. bis 64. Cocons.

Die Abbildungen der Kiefer Fig. 1 bis 28, 30 und 35 sind bei 200facher Vergrösserung mittelst des Zeichenapparates entworfen.

Fig. 37 bis 48, 300fache Vergrösserung.

Cocons Fig. 49 bis 64, 25fache Vergrösserung. Zeichenapparat.

Entwicklungsgeschichte

von

Peripatus Edwardsii Blanch. und Peripatus torquatus n. sp.

I. Theil.

Von

Dr. J. KENNEL,
Privatdocenten der Zoologie.

Mit Taf. V bis XI.

Der Arbeiten, welche die Entwicklungsgeschichte von Peripatus zum Gegenstande haben, sind bis heute nur sehr wenige und die darin zur Darstellung gebrachten Resultate befriedigen nur in geringem Maasse das Interesse des Zoologen, welches doch bei der merkwürdigen Organisation und der noch immer etwas zweifelhaften Stellung dieser Thiergruppe wohl erklärlich ist. Der Grund dieses Mangels ist theilweise darin zu suchen, dass bis in die neueste Zeit Exemplare von Peripatus, gleichviel welcher Art, immer noch zu den selteneren Thieren unserer Sammlungen zählten, dass aber, wie ich aus eigener Erfahrung weiss, eine sehr grosse Zahl trächtiger Weibchen dazu gehört, um eine genügend lückenlose Serie von Entwicklungsstufen zu liefern; dazu kommt noch der Umstand, dass die Embryonen jüngerer Stadien bei Thieren, die uneröffnet conservirt wurden, durch den gegenseitigen Druck der Eingeweide verunstaltet und zur Untersuchung ziemlich unbrauchbar werden. So haben denn auch Moseley[1]) und Hutton[2]), die beide lebende

[1]) H. N. Moseley: „On the Structure and Development of Peripatus capensis" in: Proc. Roy. Soc. No. 153, 1874, und: Phil. Transactions, vol. CLXIV, 1874.

[2]) Captain F. W. Hutton: „On Peripatus novaezealandiae" in: Ann. and Mag. Nat. Hist. No. 107, November 1876. Ser. IV, vol. XVII.

Peripatus — jener capensis, dieser novaezealandiae — in grösserer Zahl zur Verfügung hatten, zur Entwicklungsgeschichte dieser Thiere nur solche Beiträge geliefert, die durch die Beobachtung späterer Stadien gewonnen werden konnten, und beide richteten ihr Hauptaugenmerk auf die Bildung der Mundtheile, wohl in der Hoffnung, hier über die Verwandtschaftsbeziehungen der räthselhaften Thiere zu Arthropoden oder Anneliden Aufschluss zu erhalten.

Erst in neuester Zeit war es Balfour geglückt, sehr frühe Entwicklungsstadien von Peripatus capensis aufzufinden, und eine vorläufige Mittheilung über die Resultate seiner Untersuchung, die höchst auffallende und, wie es schien, weittragende Ergebnisse lieferte, wurde der Royal Society[3]) vorgelegt. Leider war es ihm nicht vergönnt, die auch ihm so hoch interessant erscheinende Aufgabe zu vollenden, und so kamen seine unfertigen, für ihn selbst nur orientirenden Notizen durch eine wohl zu verstehende, aber nicht sehr glücklich geübte Pietät in einem Zustand in die Oeffentlichkeit, den der tüchtige Embryologe selbst wohl schwerlich gebilligt hätte, da darin zu seinen früheren Darstellungen nichts Neues kam, wohl aber bei eingehender Untersuchung noch gar manches in anderem Licht erschienen und geändert worden wäre. Es ist das, wie ich schon einmal ausgesprochen habe,[4]) um so mehr zu bedauern, als diese Publication und die darin enthaltenen Darstellungen zur Basis ungeheuerlicher Speculationen[5]) gemacht wurden, deren Berechtigung auch dann noch zu beanstanden wäre, wenn sich als richtig erweisen sollte, dass bei P. capensis der Blastoporus selbst zur Hälfte in After, zur Hälfte in Mund des definitiven Thieres sich umbildet, eine Anschauungsweise, der ich entschieden entgegentreten muss. Obwohl ich in der Zwischenzeit durch eigene Untersuchung einiger Embryonen von P. novaezealandiae gelernt habe, mich über keine Absurdität in der Entwicklungsweise dieser Thiere mehr zu wundern, und vorsichtig zu sein in der Beurtheilung aller in Bezug auf Peripatus gemachten Angaben, so bleibe ich doch in diesem Punkte bei meiner früheren Meinung, trotzdem meine Beobachtungen an

---

[3]) Proc. Royal Soc. 1883, ferner: Quart. Journ. Mic. Soc. 1883.

[4]) J. Kennel: „Entwicklungsgeschichte von Peripatus“ in: Zool. Anzeiger, No. 150, 1883.

[5]) Adam Sedgwick: „On the Origin of Metameric Segmentation and some other Morphological Questions“ in: Quart. Journ. Micr. Sc. January 1884.

einer anderen Species gemacht wurden, wie Sedgwick mir entgegenhält,[6]) und trotz der wenig parlamentarischen Angriffe dieses Herrn und des Herrn Moseley,[7]) auf die ich übrigens nicht weiter eingehe, da sie bereits durch einen mir leider unbekannten Referenten zurückgewiesen wurden.

Ich werde am Ende dieser Untersuchung Gelegenheit finden, jene angedeutete Frage zu besprechen, und möchte hier nur kurz eine der hauptsächlichsten Verschiedenheiten erwähnen, die in der Entwicklung der bekannten Peripatusarten besteht, die geeignet ist, jeden Forscher zu überraschen, und trotzdem bisher nicht besonders erwähnt wurde. Wie aus meiner vorläufigen Mittheilung (4) hervorgeht, sind die Eier der westindischen Peripatusarten sehr klein, 0,04 mm im Durchmesser und ohne Nahrungsdotter; aus ihnen entwickeln sich aber durch besondere Befestigungs- und Ernährungsorgane im Uterus die Jungen zu einer sehr beträchtlichen Grösse. Solche Einrichtungen fehlen aber bei P. novaezealandiae völlig, der dagegen Eier von 1,5 mm Länge mit verhältnissmässig mächtigem Nahrungsdotter producirt, auf dessen Kosten das Wachsthum des Embryos bis zum Volumen des Eies erfolgt. P. capensis steht in der Mitte bezüglich der Grösse der Eier, scheint aber keinen deutlichen Nahrungsdotter zu besitzen; da dessen Junge grösser sind, als die von P. novaezealandiae, so müssen sie, falls die Einrichtungen der westindischen Arten fehlen, auf ähnliche Weise ernährt werden, wie die Jungen von P. Edwardsii in der zweiten Periode ihres Embryonallebens — durch Schlucken von Nahrung, die vom Uterus secernirt wird. Diese ungeheuren Unterschiede werden deutlicher, wenn wir, was erlaubt sein möge, ein vergrössertes Beispiel statuiren; nehmen wir an, eine unserer einheimischen Eidechsen oder Schlangen producire nackte Eier von 1 mm Durchmesser, von der Structur der Säugethiereier und amme dieselben im Uterus mittelst Placenta und Nabelstrang, umgeben von besonderen Embryonalhüllen, auf bis zu einem Drittel der Grösse der Mutter, eine andere Art derselben Gattung dagegen erzeuge ächte Reptilieneier mit Schale und grossem Nahrungsdotter von 35—37 mm Länge, die sich ganz wie bei den viviparen Reptilien weiter entwickeln, so haben wir ein völlig ana-

[6]) Ibidem, pag. 14.

[7]) Nature, No. 739, vol. 29 vom 27. Dez. 1883.

loges Verhalten, worüber sich gewiss ein Jeder bass verwundern würde. Selbst bei verschiedenen nah verwandten Gattungen müsste eine solche Verschiedenheit die Aufmerksamkeit erregen, wie viel mehr innerhalb einer scharf umgrenzten Gattung; trotzdem ist weder von Moseley, noch Sedgwick, noch Balfour darauf aufmerksam gemacht. Ich habe dies hier erwähnt, um zu zeigen, was mich vorsichtig gemacht hat in der Beurtheilung der auf Peripatus bezüglichen Angaben, und dass dies nicht der Widerspruch Sedgwicks that, dessen Angaben durch treue Reproduction der Balfour'schen Zeichnungen[8]) nicht wahrscheinlicher werden.

In allen positiven Angaben der folgenden Abhandlung basire ich nur auf Peripatus Edwardsii und torquatus,[9]) und bemerke gleich hier, dass ich nur eine Entwicklungsgeschichte dieser Thiere zu geben beabsichtige, da Verallgemeinerungen in diesem Falle nur mit Vorsicht gemacht werden dürfen. Wenn ich dann an diese Thatsachen auch keine grossen „Theoretischen Betrachtungen" anhänge, so wird es immerhin gestattet sein, den Werth oder Unwerth der gefundenen Facta, sowie abweichender Befunde bei anderen Arten der Gattung Peripatus in Rücksicht auf allgemeine Anschauungen in Etwas zu beleuchten.

I. Die weiblichen Generationsorgane.

a) Anatomisches und Biologisches.

Eine Schilderung der Geschlechtsorgane wäre hier nicht am Platze, besonders da durch Grube[10]) bereits eine ziemlich genaue und zutreffende Darstellung der gröberen Verhältnisse derselben gegeben wurde; da aber bei der merkwürdigen Rolle, welche die Uterusäste in der Aufammung und Ernährung des Embryos spielen, deren Verbindung mit letzterem eine ungemein innige ist, und die histologischen Umbildungen vor allem des Uterusepithels zu genann-

[8]) Sedgwick: „Origin of Metam. Segmentation etc."

[9]) Die Beschreibung von P. torquatus mihi habe ich im Zool. Anzeiger, No. 150, 1883 gegeben und bringe hier nur noch eine Abbildung desselben nach dem Leben; ebenso von P. Edwardsii, Taf. V, Fig. 1 u. 2.

[10]) Ed. Grube: „Ueber den Bau von Peripatus Edwardsii" in: Müller's Archiv für Physiologie, 1853.

tem Zweck ganz wesentliche sind, so ist es unumgänglich nöthig, in Kürze den anatomischen Bau und die gewebliche Zusammensetzung dieser Theile vorauszuschicken. Bei der erwähnten grossen Verschiedenheit der Eier bei den genauer untersuchten Arten, die auf den Gang der Entwicklung von Einfluss ist, mag auch die Schilderung des Ovariums gerechtfertigt erscheinen, um so mehr, als mit demselben einige Anhänge in Verbindung stehen, die bei P. capensis zu fehlen scheinen, und deren Bedeutung theilweise bis jetzt noch völlig unklar geblieben ist.[11]) Dabei werde ich vermeiden, auf histologische Einzelheiten mehr als für unsern Zweck nöthig ist, einzugehen.

Die weiblichen Geschlechtsorgane von P. torquatus und P. Edwardsii stimmen vollkommen genau miteinander überein; sie sind mit Ausnahme der Vagina und Geschlechtsöffnung durchweg doppelt, obwohl für oberflächliche Betrachtung die Ovarien in der Regel als einfacher Körper erscheinen.

Die Geschlechtsöffnung liegt auf der Bauchseite zwischen dem vorletzten Beinpaare, also im drittletzten Körpersegment, wenn das Aftersegment besonders gezählt wird, wozu aller Grund vorhanden ist, und ist ein länglicher Spalt, dessen beide Lippen mitunter etwas angeschwollen und aufgewulstet sind. Sie führt in eine sehr kurze Vagina, deren Wandungen stark muskulös und so mit Bindegewebe überzogen sind, dass sie beim Oeffnen des Thieres von der Rückenseite her nicht frei in der Leibeshöhle, sondern fest der ventralen Wand derselben als kurzer Wulst aufliegt und innig mit derselben

---

[11]) Ed. Gaffron, von dem wir bereits eine sehr sorgfältige anatomisch-histologische Arbeit über einen Theil der Organe von P. Edwardsii besitzen (Zoologische Beiträge, herausgegeben von Dr. Anton Schneider, Bd. I, Heft 1), publicirt soeben eine vorläufige Mittheilung über seine fortgesetzten Studien an diesem Thier, welche sich zunächst auf die Geschlechtsorgane beziehen. Auch diese Arbeit entspricht an Genauigkeit und Sorgfalt der Beobachtung völlig der ersten (Zool. Anzeiger No. 170, 1884). Leider kann ich bei der Redaction des Textes die Resultate Gaffrons nicht mehr verwerthen, und muss mich darauf beschränken, in einigen Anmerkungen auf dieselben Bezug zu nehmen. Doch will ich gleich erwähnen, dass ich fast in allen Punkten zu ganz denselben Resultaten gekommen bin, wie genannter Forscher. Gerade bezüglich eines Anhanges des Ovariums weichen meine Befunde von denen Gaffrons ab, was jedoch sicherlich nur am Untersuchungsmaterial liegt, das für mich günstiger war, da ich lebende Thiere untersuchen konnte (vgl. unten).

vereinigt ist. Hier treten auch sämmtliche Tracheen, welche die Geschlechtsorgane versorgen, an dieselben heran und verbreiten sich unter deren Oberfläche. Von der Vagina aus entspringen die beiden Uteri, im geschlechtsreifen Zustand der Thiere immer mit Embryonen gefüllt, als zwei lange, im Leben fleischfarbene Schläuche, reich mit Tracheen umsponnen; conservirt sind sie häufig glänzend in Folge der feinen Cuticula, welche sie überzieht. Sie beschreiben in der Leibeshöhle mehrere Windungen und Schlingen, wobei sie sich kreuzen, sodass der eine Uterusast seiner Hauptmasse nach gewöhnlich unter, der andere über dem Darm liegt, ohne dass indessen bei verschiedenen Exemplaren eine grosse Regelmässigkeit der Anordnung herrscht, die bei dem verschiedenen Füllungsgrad der Uteri und der wechselnden Ausdehnung der Leibeshöhle während der mannigfachen Contractionen der Thiere von vornherein ausgeschlossen ist; auch können die Uteri, in ihrer ganzen Länge vollkommen frei liegend, allen Bewegungen des Thieres leicht folgen. Im Allgemeinen ziehen die Uterusäste unter verschiedenen Windungen zunächst nach vorn bis gegen das vorderste Drittel der Leibeshöhle, um dann wieder ebenso rückwärts zu verlaufen; dabei wenden sie sich nach der Rückenseite und vereinigen sich nahe dem Hinterende mit dem Ovarium und seinen Anhängen. Die gefüllten Uteri sind am dicksten in der Nähe der Vagina, von wo aus sie sich allmählich verdünnen, sodass sie an ihrer Vereinigungsstelle mit dem Ovarium als sehr feine Röhren erscheinen; dabei zeigen sie in ihrem Verlauf je nach der Anzahl und Ausbildung der vorhandenen Embryonen verschiedene Anschwellungen.

In der Nähe des Ovariums zeigen sich einzelne $^1/_2$—$^2/_3$ cm entfernt voneinander liegende, sehr kleine kugelige oder längliche Auftreibungen, von denen jede einen sehr jungen Embryo enthält; im frischen Zustand sind dieselben durch ein dunkel-rothbraunes Pigment besonders auffallend. Je weiter gegen die Vagina hin, desto länger und dicker werden die Anschwellungen, desto kürzer die Zwischenräume, bis endlich der letzte und weiteste Abschnitt, obwohl er mehrere hintereinander liegende Embryonen enthält, keine Einschnürungen mehr zeigt, da hier die fast reifen Jungen dicht aneinander stossen, sodass häufig der hintere mit seinem Kopfe das Hinterende des vorhergehenden überdeckt.

Vielfach kann man beobachten, dass die länglichen Uterus-

anschwellungen, die einen schon weiter ausgebildeten Embryo enthalten, in der Mitte je eine seichte Einschnürung aufweisen, gleich als wäre die Uteruswand hier durch einen Ringmuskel contrahirt; es sind das diejenigen Stellen, wo die Schleimhaut des Uterus zur Bildung der Placenta mächtig verdickt ist, wie wir später sehen werden. Eine, wie ich denke correcte Vorstellung der geschilderten Verhältnisse gibt Fig. 3, Taf. V von einem Uterus, der nicht gerade viele Embryonen enthält.

Die Ovarien liegen im hinteren Theil der Leibeshöhle, dorsal vom Darm und bilden zusammen, von einem dichten faserigen Bindegewebe umhüllt und durch dasselbe vereinigt, einen spindelförmigen etwas plattgedrückten Körper von etwa 2 mm Länge und 0,5 mm Breite, der an seinem spitzen nach hinten gerichteten Ende mit einer oder zwei langen, feinen Fasern (Muskelfäden?) an der dorsalen Mittellinie der Leibeswand im hintersten Theile der Leibeshöhle befestigt ist (Fig. 3 u. 4, *ov*). Zuweilen sind die beiden Ovarien mit ihren gleich zu beschreibenden Annexen völlig getrennt, jede von einer Bindegewebstunica umhüllt; auch bei der normalen Vereinigung beider trennt eine bindegewebige Wand die beiden Lumina völlig voneinander ab (Fig. 5, *S*). Jedes Ovarium ist ein am spitzen Ende geschlossener Sack, dessen Lumen sich direct in das des zugehörigen Uterus fortsetzt; die Auskleidung desselben ist ein unregelmässiges, an manchen Stellen gehäuftes Epithel, in welchem einzelne Zellen sich als jüngere und ältere Eier durch Grösse und Aussehen auszeichnen. Die Eizellen ragen nicht mit einer freien Fläche in das enge Lumen des Eierstockes vor, sondern sind von kleinen Zellen überdeckt, sodass sie gewissermaassen in einem Follikel zwischen Epithel und Bindegewebswand reifen und erst durch Auseinanderweichen der überliegenden Zellen in das Lumen gerathen können (Fig. 5, *o*). An der Uebergangsstelle der Ovarien in die zugehörigen Uteri finden sich bei Peripatus Edwardsii und torquatus je zwei kleine Anhänge, verschieden an Gestalt und histologischem Bau. Der dem Ovarium zunächst liegende ist ein kleiner zipfelförmiger Divertikel (Fig. 4, *Ah*), der in unverletztem Zustand aus einem kurzen Verbindungsgang und einem dünnwandigen spitzen Bläschen besteht, das mit grossen runden Zellen angefüllt ist. Darauf folgt an der Uebergangsstelle in den Uterus eine grössere rundliche Blase, die sich durch ihren Inhalt, eine grosse Menge von Sperma-

tozoen, als **Receptaculum seminis** erweist (Fig. 4, *RS*). Die Verbindungsweise desselben mit dem dünnen Uterus ist höchst auffallend; das Bläschen sitzt dicht dem jungen Uterus an, dessen äusserste Schicht dasselbe in etwas modificirter Structur überzieht; im Innern ist es ausgekleidet von einem dünnen Plattenepithel. Während nun das Uteruslumen continuirlich unter dem Bläschen wegzieht, treten von einer Stelle desselben zwei divergirende Verbindungscanäle mit höherem Epithel ausgekleidet in das Receptaculum hinein und öffnen sich, nach kurzem Verlauf an der Wandung desselben, frei in das Lumen; der eine Canal ist gegen das Ovarium, der andere gegen die Fortsetzung des Uterus gerichtet.[12])

Während die Bedeutung dieses beschriebenen Anhangs keinen Augenblick zweifelhaft sein kann, so ist es nicht so leicht, über die Natur des „zipfelförmigen" Divertikels Rechenschaft zu geben. Der Gedanke, es sei eine rudimentäre Dotterdrüse oder eine Drüse, deren Secret zur Erhaltung der Spermatozoen im Receptaculum seminis diene oder eine Schalendrüse, musste nach genauer Untersuchung aufgegeben werden, da die Bildung keineswegs drüsiger Natur ist. Der kurze Verbindungsgang hat eine dicke, mit deutlichem Epithel austapezirte Wandung und öffnet sich trichterförmig in den bläschenartigen Abschnitt, dessen Wandung nur eine feine, bindegewebige Membran ohne jede Epithelauskleidung ist.[13]) Der Inhalt desselben besteht aus einer verschieden grossen Anzahl runder, scharf contourirter Zellen, die frei im Lumen liegen, die Grösse reifer Eierstockseier haben und in ihrem Kern und Kernkörperchen Structur-

---

[12]) Dieses Verhältniss ist von **Gaffron** (l. c.) ganz richtig erkannt und sein Versuch, das Entstehen dieser Bildung zu erklären, recht plausibel. Von **Hutton** werden bei P. novaezealandiae zwei getrennte Verbindungsgänge des Receptaculum seminis mit dem Oviduct (Uterus) angegeben und abgebildet, was nur eine Modification der geschilderten Einrichtung bei den westindischen Arten darstellt.

[13]) Dieses Bläschen hat **Gaffron** nicht gesehen; ich weiss aus eigener Erfahrung, dass es seiner ungemein dünnen Wandung wegen an conservirten Exemplaren sammt seinem Inhalt äusserst leicht abbricht; das scheint bei Gaffrons Präparaten der Fall zu sein, sodass er nur die schwach trichterförmige Oeffnung des kurzen Verbindungsganges (scheinbar in die Leibeshöhle) beobachten konnte. Doch glaube auch ich, dass in ihr der zu anderer Leistung umgewandelte Trichter des zum Uterus gewordenen Segmentalorgans des betreffenden Segments zu sehen sei, wie aus dem Text (weiter unten) hervorgeht.

verhältnisse zeigen, wie sie vielfach von Eiern bekannt geworden sind, die sich zur Aufnahme von Spermatozoen vorbereiten. Ich glaube daher nicht falsch zu rathen, wenn ich die fragliche Bildung als Receptaculum ovorum anspreche, in welchem eine grössere Zahl reifer Eier nach ihrem Austritt aus dem Ovarium so lange aufbewahrt wird, bis im Uterus wieder Platz geschaffen ist für die Aufnahme eines neuen befruchteten Eies. Vielleicht steht diese Einrichtung in Zusammenhang mit einer Periodicität in der Brunst der Thiere gegenüber einer lange Zeit continuirlich andauernden Trächtigkeit.

Bei Peripatus capensis scheint kein Receptaculum ovorum vorhanden zu sein; wir wissen aber durch Moseley, dass hier alle im Uterus befindlichen Embryonen so ziemlich auf der gleichen Stufe der Ausbildung stehen, woraus wir schliessen dürfen, dass bei Eintritt der Brunst nach der Begattung alle reifen Eier gleichzeitig in den Uterus eintreten; so verstehen wir auch das Fehlen eines Receptaculum seminis bei dieser Form (nach den Darstellungen des Autoren) indem nach jeder Trächtigkeitsperiode eine Zeit der Ruhe und darauf wieder neue Brunst und Begattung erfolgen wird. Auch für Peripatus novaezealandiae wird kein Anhang der Geschlechtsorgane angegeben, der als Receptaculum ovorum aufgefasst werden könnte, wohl aber von Hutton[14]) ein Receptaculum seminis, das er in verzeihlichem Irrthum für den Hoden hielt, das dagegen von Moseley in ungerechtfertigt heftiger und theilweise grundloser Polemik[15]) geleugnet wurde. Das Receptaculum seminis existirt aber nach eigenen Beobachtungen wirklich und sein Vorhandensein, sowie der Mangel eines Eireservoirs stimmt vollkommen mit dem überein, was wir durch Hutton über die Fortpflanzung der neuseeländischen Peripatusart erfahren haben; im Uterus findet sich gewöhnlich eine grössere Zahl von Embryonen meist auf verschiedenen Entwicklungsstadien und die Trächtigkeit geht das ganze Jahr hindurch, ohne Unterbrechung durch den Winter, gleichmässig fort. Hier mögen nach der Begattung wohl auch eine grössere Zahl von Eiern reifen und in den Uterus eintreten, wie bei P. capensis; es können aber auch später noch allmählich reifende Eier durch das im Re-

[14]) Hutton: Ann. and Mag. Nat. Hist. ser. IV. vol. XVII.

[15]) Moseley: Remarks on Observations by Captain Hutton, Director of the Otago Museum, on Peripatus novaezealandiae, with Notes on the Structure of the Species. Ann. and Mag. Nat. Hist. ser. IV, vol. XIX.

ceptaculum seminis aufgespeicherte Sperma befruchtet und in den Uterus aufgenommen werden, da nach jeder Geburt eines oder mehrerer Jungen wieder Raum wird; denn in diesem Falle liegt der Embryo in seiner Eihaut ohne Verbindung mit dem Uterus und wenn dann auch in grösseren Intervallen neue Eier in den Uterus einrücken, so können die älteren Eier resp. Embryonen durch Contractionen der Uteruswand oder sonstwie weiter geschoben werden. Es finden also alle reifenden Eier, falls ihre Zahl nur in den naturgemässen Schranken bleibt, sofort einzeln oder zu mehreren hintereinander jederzeit Platz im Uterus.

Ganz anders liegt die Sache bei den westindischen Arten. Hier setzt sich das befruchtete Ei in kurzer Entfernung vom Ovarium an der Uteruswand fest und verwächst mit derselben aufs Innigste; an ein Verschieben ist also nicht zu denken, um so weniger, als die Uteruswandungen selbst enorme Umbildungen bei diesem Process erfahren. Da schon das erste Ei, das in den jungfräulichen Uterus gelangt, sich sofort daselbst befestigt, so können auch nicht mehrere Eier zugleich in denselben aufgenommen werden. Neuer Raum für ein Ei kann vielmehr nur durch Wachsthum des zwischen Ovarium und jüngstem Embryo liegenden Uterusstückes geschaffen werden, was nach den Unterschieden in der Entwicklung aufeinander folgender Embryonen zu schliessen nicht gerade schnell geht. Die Brunst und Begattung findet für jeden weiblichen Peripatus Edwardsii oder torquatus vielleicht im Leben nur einmal oder doch nur in langen Zwischenräumen statt, da der mit Embryonen angefüllte Uterus keine Begattung, noch weniger Befruchtung zulässt. Reifen in Folge dieses Anlasses, wie es wahrscheinlich ist, eine grössere Zahl von Eiern auf einmal, die aber im Uterus nicht Platz finden können, so müssen sich dieselben sammt den später nachreifenden irgendwo ansammeln können. Das ist hier möglich durch Ausbildung eines Receptaculum ovorum.

In merkwürdiger Beziehung stehen die Uteri zum Nervensystem, wie das schon aus den Darstellungen fast sämmtlicher bisherigen Untersucher hervorgeht; bei ihrem Ursprung aus der Vagina treten nämlich die beiden Uteri nicht sofort frei in die Leibeshöhle, sondern sie wenden sich etwas nach aussen, schlüpfen unter den Längsnervenstämmen durch und kommen dann erst frei in den Leibesraum. Die Längsnerven, welche in ihrem ganzen Verlauf ausserhalb der Leibes-

höhle in dem Lateralsinus liegen, treten an der fraglichen Stelle plötzlich mit einer leichten Curve nach innen in die Leibeshöhle ein, ziehen mit einer Verdickung über den Ursprung der Uteri weg, um dann parallel weiter bis zum Hinterende zu verlaufen, wo sie mit schwacher Commissur den After überbrücken.

Dieses Verhalten, das sich in modificirter Form auch beim Männchen findet, kann nur dadurch erklärt werden, dass ursprünglich zwei getrennte, seitlich auf der Bauchseite gelegene Geschlechtsöffnungen vorhanden waren, die erst secundär nach der ventralen Mittellinie rückten und hier durch eine unpaare Einstülpung nach innen gedrängt wurden. In der That bestätigt die Ontogenie völlig diese Annahme, wie ich dem zweiten Theil vorliegender Arbeit vorgreifend jetzt schon erwähnen will. Die beiden Uterusäste sind nichts anderes als die umgewandelten Segmentalorgane des vorletzten beintragenden Segments, deren äussere Oeffnungen sich im Verlauf der Entwicklung der Mittellinie nähern und bei der Bildung der Vagina durch Einstülpung der Körperwand nach innen geschoben werden. Indem die übrigen Theile der betreffenden Segmentalorgane sich bedeutend vergrössern, treten sie aus dem Lateralsinus, resp. der Höhlung des Füsschens heraus in die allgemeine Leibeshöhle. So liegen dann Vaginalportion und die innere Hauptmasse der Uteri in der Leibeshöhle, trotzdem aber, genau genommen, ausserhalb der Nervenstämme, wodurch das erwähnte Verhältniss verständlich wird.

Vergleicht man den geschilderten anatomischen Bau der Geschlechtsorgane von Peripatus Edwardsii und torquatus mit den Darstellungen Moseley's von P. capensis und Hutton's von P. novaezealandiae, so bemerkt man, dass besonders das Ovarium der Cap-Species ganz wesentlich anders gebaut ist, als bei sämmtlichen sonst bekannten Formen, was Hutton in einer Replik gegen Moseley[16]) zu der Bemerkung veranlasst, „einer von ihnen müsse das Ovarium umgestülpt haben.“ Abgesehen von dem bereits erwähnten Mangel aller Anhangsorgane und der sonderbaren Structur des Ovariums, worüber das Original verglichen werden möge, findet Moseley eine Menge Spermatozoen nicht nur im Innern der Ovarien (was ganz verständlich ist) sondern auch aussen, demselben an-

[16]) F. W. Hutton: „On the structure of Peripatus novaezealandiae“. Ann. and Mag. Nat. Hist. No. 116, August 1877, Ser. IV, vol. XX.

hängend und selbst frei in der Leibeshöhle der Weibchen. Dieselben können nur auf zweierlei Weise dahin gelangt sein, entweder durch Verletzung und Druck des Ovariums oder durch eine Oeffnung der Eileiter in der Nähe oder unmittelbar am Ovarium. Schliesst man die erste Vermuthung aus, da Moseley an allen untersuchten Weibchen dieselben Verhältnisse fand, so kann man sich der Annahme zuneigen, dass bei der fraglichen Art die Trichteröffnung des zum Eileiter umgewandelten Segmentalorgans noch besteht, indem dasselbe nur theilweise mit dem Ovarium verwachsen ist und dessen Aussenseite überhaupt nicht übersieht, wodurch auch die Lage der reifen Eier in Vorstülpungen in Einklang stände. Bei P. novaezealandiae wäre die Umhüllung des Ovariums resp. das Hereinziehen in den Trichter vollständig geworden und dieser verschwunden; bei den westindischen Arten endlich ist das Ovarium zwar ebenfalls von der bindegewebigen Wand des Segmentalorgans umwachsen worden, der Trichter dagegen hätte sich, indem seine Oeffnung durch eine Bindegewebsmembran geschlossen wurde, in das Receptaculum ovorum umgewandelt. Leider sind noch keine genauen Untersuchungen über die Structur der besprochenen Organe, noch weniger der Entwicklung derselben bei den altweltlichen Peripatusarten publicirt, wesshalb das Gesagte nur Vermuthung, wenn auch eine sehr wahrscheinliche ist. Auf andere Differenzpunkte einzugehen, halte ich hier für nicht am Platz.

Die merkwürdige Einrichtung bei den westindischen Arten der Gattung Peripatus, dass die Embryonen in der ersten Zeit ihrer Entwicklung mit dem Uterus verwachsen und später, nachdem sie diese Vereinigung aufgegeben, immer noch durch einen geschlossenen Sack von Uterusepithel umhüllt werden, macht ganz aussergewöhnliche Wachsthums- und Reductionsverhältnisse der Uterusäste nothwendig. Wenn der älteste Embryo, welcher der Vagina zunächst liegt, geboren ist, so kann der nächste nicht einfach im Lumen des Uterus gegen die Geschlechtsöffnung hingeschoben werden, sondern er muss an seiner einmal occupirten Stelle liegen bleiben; um ihn aber dennoch dicht an die Vagina zu bringen, wird der ganze leer gewordene Uterusabschnitt durch Reduction seiner Gewebe, wie es scheint ziemlich rasch verkürzt und so vollständig zum Verschwinden gebracht, dass nun der nächste Embryo mit seinem Kopfende wieder unmittelbar an die Vagina stösst.

In demselben Maasse wachsen die beiden Uterusäste in der Abtheilung, die zwischen Receptaculum seminis und dem jüngsten Embryo liegt, in die Länge, um hier Raum für das nächste einrückende Ei zu schaffen. Dass mit dem Wachsthum der einzelnen Embryonen auch die zu jedem gehörigen Parthieen des Uterus an Länge und Dicke zunehmen, ist selbstverständlich und ein Vorgang, der für jeden wahren Uterus characteristisch ist; die Längenzunahme wird dadurch nöthig, dass die Eier sich in kürzeren Abständen festsetzen, als die Länge eines nur halb ausgewachsenen Embryos beträgt. Ausserdem liegen die Embryonen bis zu einem gewissen Stadium ihrer Ausbildung ein- oder selbst mehrfach zusammengerollt in der ihnen zugehörigen Uterusabtheilung (vgl. Taf. VI, Fig. 35) während sie sich später gerade strecken, wodurch sie die mehrfache Länge erhalten; diese Längenzunahme muss das betreffende Uterusstück ebenfalls mitmachen.

So kommt es, dass nach einigen Geburten die in der Nähe der Ovarien durch starke Vermehrung erzeugten Zellen der Uteruswand sammt allen aus ihnen hervorgegangenen Gewebselementen in der Vaginalportion des Uterus wieder reducirt und resorbirt werden, und dass nach den 5 bis 6 ersten Geburten der ganze Uterus ein neuer ist. Die Einzelheiten in den Umwandlungen der Uteruswand können erst bei Betrachtung der entsprechenden Embryonalstadien geschildert werden.

Höchst auffallend ist es, dass bei den verschiedenen Arten der Gattung Peripatus, so weit bekannt, zwischen der Grösse der Eier und derjenigen der neugeborenen Jungen ein umgekehrtes Verhältniss besteht. P. novaezealandiae entwickelt (nach eigenen Untersuchungen) Eier von 1,5 mm Länge und 1 mm Dicke; seine Jungen werden in einer Grösse geboren, dass ihr Volumen dem der Eier ziemlich gleich ist, was dadurch erklärt wird, dass der ganze Entwicklungsprocess innerhalb der Eihaut nur auf Kosten des mächtigen Nahrungsdotters vor sich geht. P. capensis hat sehr viel kleinere Eier, 0,17 mm im Durchmesser, ohne oder nur mit sehr geringem Nahrungsdotter; seine Jungen aber sind nach Moseley grösser als die der neuseeländischen Art, ein Factum, das der genannte Autor einfach auffallend fand, ohne nach einer Erklärung zu suchen. Wenn die Embryonen von P. capensis keinerlei Befestigung mit der Uteruswand zum Zweck der Ernährung eingehen, so müssen sie also schon

sehr frühzeitig anfangen, auf andere Weise, durch Schlucken oder Endosmose, Nahrung aufzunehmen, die ihnen durch Secretion des Uterusepithels geliefert wird. Die kleinsten Eier, ohne jeden Nahrungsdotter, besitzen die westindischen Arten (P. Edwardsii von 0,04 mm Durchmesser) und doch haben ihre Jungen eine Länge von 21—22 mm bei einer Breite von 2 mm, was mehr als einem Drittel von der Länge und Breite der Mutter gleichkommt.

Hier werden die jungen Embryonen eine Zeit lang durch Placenta und Nabelstrang aufgeammt und später nach Ausbildung des Schlundkopfes durch Secret des Uterus bis zu der angegebenen bedeutenden Grösse ernährt. Es scheint mir unzweifelhaft zu sein, dass wir es in der Gattung Peripatus mit zwei divergenten Entwicklungsrichtungen zu thun haben, die, soweit bekannt, in den westindischen Arten und der neuseeländischen Form ihre Extreme gefunden haben, womit nicht gesagt sein soll, dass damit der Abschluss erreicht ist. Der Ausgangspunkt wäre zu suchen in einer Vorfahrenform, die ihre kleinen, des Nahrungsdotters entbehrenden Eier direct, jedenfalls ins Wasser, ablegte, wo aus ihnen sich freischwimmende Larven entwickelten, die sich selbständig ernährten. Mit der Anpassung an das Landleben und der durch Umbildung in der Organisation (Tracheen etc.) bedingten Unmöglichkeit, die Eier ins Wasser abzulegen, übernahm der Eileiter die Rolle eines Brutorgans, wie wir das bei vielen, selbst hochstehenden Thieren finden; (ich erinnere nur an Salamandra atra als hervorragendes Beispiel). Hier ist der Anfang der Divergenz zu suchen: Zunächst, so muss wohl angenommen werden, war die Entwicklung von der freien nur wenig verschieden; die Embryonen resp. Larven ernährten sich im Uterus von dem gelieferten Nahrungssecret desselben (Beispiel: vivipare Schnecken, Paludina) wobei allmählich die für das freie Leben nothwendigen Larvenorgane in der Ausbildung zurückblieben und endlich ganz verschwanden; diesen Fall finden wir, vorausgesetzt, dass bei P. capensis keine Verbindung zwischen Embryo und Uterus besteht, in dieser Form repräsentirt, wobei wohl zu beachten ist, dass auch hier schon bei weitem keine Uebereinstimmung mehr mit der Stammform existirt.

Späterhin wurde in der einen Entwicklungsreihe die Ernährung des Embryo in immer frühere Stadien zurückverlegt und auf kürzere Zeit beschränkt, endlich in das Ei selbst, wo sich bedeutende Mengen

Nahrungsdotter ansammelten (P. novaezealandiae), während in dem anderen Zweige die jungen Larven, man könnte fast sagen parasitisch wurden, sich an die Uterusschleimhaut ansogen und so durch Neubildung von embryonalen Ernährungsorganen (vielleicht auch durch Umbildung vorhandener Larvenorgane) die Grundlage zu Placenta und Nabelstrang legten (westindische Arten). Die Weiterentwicklung nach dieser Richtung würde dahin führen, dass die Jungen bis zu ihrer Geburt mit dem Uterus verwachsen bleiben (wie wir ein Analogon in den placentalen Säugethieren gegenüber den Marsupialien haben) während von P. novaezealandiae nur ein Schritt bis zu oviparen Formen wäre. (Eine dritte Möglichkeit, die Ablage kleiner Eier zusammen mit einer grossen Menge von Nahrungsmaterial in Cocons, wie bei Landschnecken, Blutegeln, Regenwürmern etc. scheint in der Peripatusgruppe nicht realisirt zu sein.)

Es wäre gewiss nicht schwierig, für die eben kurz auseinandergesetzte Anschauung eine Menge theoretischer Gründe und eine noch grössere Zahl analoger Erscheinungen aus dem gesammten Thierreich anzuführen. Ich verzichte indessen darauf, da ich nicht glaube, ernstlichen Widerspruch zu erfahren und möchte nur noch darauf hinweisen, dass ja nothwendig alle Landthiere zuletzt von Wasserthieren abstammen müssen und dass gerade Peripatus, wenn er sich auch mit der Zeit in eigenartiger Weise umgebildet hat, vielleicht direct (höchstens durch nur sehr wenige Zwischenformen getrennt) auf Wasserbewohner zurückzuführen ist. Abgesehen von allem anderen deuten darauf seine Excretionsorgane hin, die in ähnlicher Form nur bei Wasserthieren, (speciell Anneliden) oder deren nächsten Verwandten (Oligochaeten) vorkommen, und ferner die primitive, wohl selbständig erworbene Gestaltung und Vertheilung seiner Tracheen.

b) Histologie des Uterus.

Der Uterus ist in seinem jüngsten Abschnitt ein feines Rohr, dessen Wand zunächst aus zwei scharf unterschiedenen Schichten zusammengesetzt ist, einer äusseren, aus mehreren Lagen zahlreicher kleinkerniger Zellen aufgebauten (*Uw*) und einem hohen Cylinderepithel (*Ue*, Fig. 41 u. 42), welches das enge Lumen begrenzt. Die Zellen der äusseren Schicht differenziren sich weiterhin in die aus verschiedenartigen Elementen zusammengesetzte, zum Theil sehr

complicirt gebaute bindegewebige Uteruswand, während aus der inneren Schicht trotz mannigfacher Umbildung der Zellen stets nur Uterusepithel hervorgeht.

Dieses letztere besteht in dem an das Ovarium angrenzenden Abschnitt des Uterus aus dicht gedrängten, sehr hohen und schmalen, gleichlangen Cylinderzellen, deren Protoplasma äusserst feinkörnig ist und von denen jede an ihrer Basis einen Kern enthält; alle diese Kerne liegen dicht am äusseren Ende der Zellen, sodass sie auf medianen Längsschnitten fast eine regelmässige Reihe (Fig. 41), auf Querschnitten einen einfachen Kreis bilden (Fig. 42, *Ue*). Das Epithel sitzt einer feinen Basalmembran auf, die gegen die dickeren Theile des Uterus hin stärker wird und dann der Länge nach fein gefältelt ist; dadurch erscheint dieselbe auf Querschnitten eng gewellt (Fig. 47, 48, *Bm*). Das von dem Epithel umgrenzte Lumen ist anfangs gleichmässig und gerade so weit, dass ein reifes Ei eben durchpassiren kann (vgl. Fig. 41, *Ul*). Gegen die älteren Theile des Uterus hin scheint die Vermehrung der Epithelzellen nicht gleichen Schritt zu halten mit der Vergrösserung der Fläche, die sie zu bedecken haben; sie werden in Folge dessen grösser, sowohl an ihrer Basis breiter, als auch gegen das Lumen zu keulenförmig aufgetrieben; ihr Inhalt wird lockerer und es scheint sich eine grosse Menge Zellsaft in ihnen zu entwickeln, der sich z. Th. in Vacuolen ansammelt, z. Th. aber das Protoplasma selbst so durchtränkt, dass es dünner wird und bei der Conservirung als unregelmässiges Gerinnsel in dem grossen Zellenleib suspendirt bleibt. Auch die Basalmembran bleibt nicht glatt, sondern bildet unregelmässige, gegen das Lumen vorspringende ringförmige Falten, die auf Längsschnitten wie stumpfe Zotten erscheinen, von den grossen, blasigen Epithelzellen überzogen. Es herrschen indessen in dieser Beziehung mannigfache Verschiedenheiten.

Was die äussere Uteruswand betrifft, so lassen sich in derselben zunächst zwei Schichten, wenigstens in kurzer Entfernung vom Ovarium schon, unterscheiden. Die äussere derselben ist zusammengesetzt aus einer einfachen Lage von kleinkernigen Zellen, deren Kerne anfangs senkrecht auf die Achse des Uterus gestellt sind, später aber sich abplatten und längsgerichtet flach der Uteruswand aufliegen; diese Zellen sondern nach aussen hin eine feine Cuticula ab, die den ganzen Uterus überzieht und oft auf grosse

Strecken als zusammenhängende, ungemein dünne aber feste Membran abgezogen werden kann. Auch diese Zellen scheinen sich in einiger Entfernung von dem sozusagen embryonalen Uterusende nicht mehr stark zu vermehren, da man sie um so weiter voneinander entfernt findet, je mehr man gegen die älteren Theile des Uterus hin untersucht; im Bereiche vor der ersten Embryonalanschwellung liegen die Kerne, welche dieser Schicht angehören, noch sehr dicht (vgl. Fig. 42 u. 43).

Die complicirtesten Veränderungen erfahren die zwischen den beiden eben geschilderten Schichten liegenden Zellen der Uteruswandung. Ursprünglich sind sie ungemein dicht gelagert und lassen erkennen, dass sie der Längsrichtung des Uterus parallel gerichtet sind, ja man sieht sie öfter in beinahe regelmässig concentrischen Schichten angeordnet; nur die Kerne der innersten Zellschicht stehen epithelartig auf der Basalmembran, welche sie vom Uterusepithel trennt, eine Anordnung, die bald verloren geht. Manchmal, bei guter Conservirung und Färbung (besonders mit Picrocarmin oder Alauncarmin), kann man um die Kerne herum zarte Contouren bemerken, welche spindelförmige, mit den spitzen Enden sich zwischen einander schiebende Zellkörper darstellen.

In der Gegend, wo das jüngste Ei sich festsetzt, zuweilen etwas vorher, gewöhnlich aber erst ein wenig distalwärts (vom Ovarium aus) treten in dieser Zellschicht, besonders in deren tieferen Lagen, feine lange Fasern auf, die bald stärker werden, ziemlich stark lichtbrechend sind und gestreckt in der Längsrichtung des Uterus verlaufen; öfter scheinen sie den in der Dicke der Uteruswand aufeinanderfolgenden Zellschichten zu entsprechen, und diese in schärfer gesonderte Lagen zu spalten; an ihren Enden nähern sie sich einander, überragen sich gegenseitig, vereinigen sich nicht miteinander direct, sondern verlieren sich zwischen den Zellen. Auf dem Querschnitt sind die Fasern unregelmässig stumpfeckig. Da wo sie beginnen, besonders aber gegen die Stelle hin, wo die erste deutliche Uterusanschwellung sich findet, werden auch die erwähnten Zellcontouren deutlicher und erlangen bald das Aussehen derber Membranen, die sowohl unter sich, als auch mit den Fasern in Verbindung stehen. Ich kann mir daher keine andere Anschauung bilden, als dass sowohl die Zellhäute, als auch die Fasern secundäre Differenzirungen in einer von den Zellen abgeschiedenen

Intercellularsubstanz seien, ächtes zelliges und faseriges Bindegewebe, wodurch die Uteruswand resistent und elastisch wird. Dazu kommt noch, dass in der Nähe der die Embryonen bergenden Bruthöhlen, innerhalb jeder der erwähnten Zellhäute oder Kapseln, 2, 3 und mehr, mitunter eine grosse Anzahl von runden Kernen in einer gemeinsamen Protoplasmamasse eingebettet liegen, was der ganzen Bildung ein Aussehen verleiht, das mehr an Zellknorpel als an etwas anderes erinnert (Fig. 47 u. 48, *Uw*). An den Stellen, wo solche vielkernige Kapseln in grosser Zahl zwischeneinander geschoben angehäuft sind, also in der Umgebung der Bruthöhlen, besonders vor und hinter denselben, verschwinden die erwähnten Längsfasern, indem das Maschenwerk der Bindegewebskapseln sie ersetzt. Hauptsächlich durch die Ausbildung dieses eigenthümlichen Gewebes werden die Uteruswände jederseits der Bruthöhlen derart nach innen verdickt, dass daselbst das Uterusepithel fast vollständig verdrängt und das Uteruslumen beinahe zu völligem Verschluss gebracht wird.

Die eben kurz geschilderten Umbildungen betreffen nicht die ganze Masse der ursprünglich gleichartigen Zellen der Uteruswand, sondern nur die tiefer liegenden Schichten; die paar Zellenlagen, welche unmittelbar unter den platten Zellen der Oberfläche liegen, von denen sie gleichfalls durch eine Membran geschieden sind, vermehren sich zwar auch sehr bedeutend und nehmen dabei an Grösse und Protoplasmareichthum zu; allein sie liegen nicht in grossen Nestern zusammen, sondern jede ist für sich allein, höchstens einmal zwei zusammen von einer viel zärteren Kapsel umschlossen, als das bei den inneren Gruppen der Fall ist; doch müssen auch diese Membranen als Intercellularsubstanz aufgefasst werden. Das wird besonders deutlich an den Uterusanschwellungen; hier grenzen sich die äusseren Schichten durch eine starke in unregelmässige Falten gelegte Membran von den inneren ab, und mit dieser Membran stehen die einzelnen Zellkapseln in Verbindung. In der Regel liegt zwischen der erwähnten dicken Membran und der inneren Schicht der Uteruswandung ein weiter mit Flüssigkeit gefüllter Raum, der seines constanten Vorkommens wegen als Lymphraum aufgefasst werden muss, der für die Erhaltung des Embryos von Wichtigkeit ist.

Ich glaube nicht, dass in den beschriebenen Structurverhält-

nissen irgendwie störende Kunstproducte mit untergelaufen sind, da bei ganz verschiedener Behandlungsweise der Uteri (Osmiumsäure, Chromsäure, Sublimat, Spiritus allein) immer dieselben Bilder wiederkehrten, natürlich mit den Unterschieden, die von der Wirkung der genannten Reagentien längst bekannt sind.

Fassen wir nun das Vorstehende kurz zusammen, so finden wir, dass die Uteruswand in der Region der jüngeren Embryonen sich zusammensetzt aus: 1. einer structurlosen Cuticula (tunica propria), 2. einer dieselbe abscheidenden einfachen Zellenlage, 3. aus einer mächtigen Bindegewebsschicht, bestehend aus grosskernigen Zellen, die zwischen sich entweder einzeln oder in grösseren Gruppen mehr oder weniger starke Kapseln von Intercellularsubstanz ausscheiden, die theilweise in der Form längsverlaufender Fasern auftritt; diese Schicht lässt zwei Lagen unterscheiden, die an bestimmten Stellen weite Räume, mit Flüssigkeit gefüllt, einschliessen; 4. aus einer Basalmembran des Uterusepithels und 5. aus dem Epithel selbst, das wieder höchst merkwürdige Veränderungen durchmacht, die aber erst bei den einzelnen Stadien der Embryonalentwicklung beschrieben werden können.

II. Entwicklung des Embryos.

a) Die ersten Entwicklungsvorgänge bis zum Festsetzen des Embryos an die Uteruswand.

Wie bereits erwähnt, findet man im Uterus von Peripatus Edwardsii und torquatus jederseits eine grössere Zahl von Embryonen, 6—8, in seltenen Fällen einige mehr, alle auf verschiedenen Stufen der Ausbildung; und in der Regel sind die entsprechenden Embryonen der beiden Uterusäste, wenn auch nicht genau, so doch in annähernd gleichem Stadium der Entwicklung. In dieser Hinsicht bieten die westindischen Arten ein ungleich günstigeres Untersuchungsobject, als P. capensis, der zwar eine grosse Zahl von Embryonen gleichzeitig im Uterus birgt, aber, nach Moseley, alle auf ziemlich gleichem Reifestadium. P. novaezealandiae dagegen scheint bezüglich der Reifung seiner Embryonen ähnliche Verhältnisse zu bieten, wie die westindischen Arten, was offenbar damit

in Zusammenhang steht, dass nach Hutton die Entwicklung bei dieser Form das ganze Jahr hindurch stattfindet, während sich bei P. capensis eine enger umgrenzte Periode der Geschlechtsthätigkeit ausgebildet zu haben scheint. Erschwert wird die Untersuchung bei den westindischen Arten wesentlich dadurch, dass die Embryonen ganz früh schon mit dem Uterus innig verwachsen; es ist dadurch kaum möglich, sehr junge Stadien frisch und in unverletztem Zustand aus dem Uterus herauszupräpariren, eine Schwierigkeit, welche durch die geringe Grösse derselben noch bedeutend erhöht wird; auch sind diese jüngsten Keime ungemein empfindlich und verändern sich sofort, wenn sie in eine andere Flüssigkeit kommen, als die ihnen im Uterus geboten war. Das einzige Mittel, sie in unverletztem Zustand zu erhalten, war daher folgendes: Von dem frischen Uterus, der aus dem chloroformirten Thiere herausgenommen worden war, wurden die dem Ovarium zunächstliegenden Stücke mit zwei bis drei Anschwellungen direct in concentrirte Sublimatlösung, andere in $^1/_2$—$1^0/_0$ Osmiumsäure gebracht; die grösseren Embryonen dagegen, nach Herausnahme aus dem frischen Uterus, ebenfalls in den genannten Reagentien getödtet und in Alkohol verschiedener Concentrationsgrade nach und nach gehärtet. Spiritus allein, Chromsäure, Pikrinschwefelsäure und Pikrinsäure erwiesen sich als ziemlich unbrauchbar, da sie Veränderungen hervorriefen, die schon mit der Lupe sichtbar waren, während besonders die mit Sublimat behandelten Embryonen ihre Gestalt vortrefflich behielten, eine glatte Oberfläche zeigten und in histologischer Hinsicht ausgezeichnete Resultate lieferten, wobei die Osmiumsäurebehandlung zur Controle sehr werthvoll war.

Die im Uterus conservirten Embryonen wurden nun entweder sammt demselben in Quer- oder Längsschnitte zerlegt, was leicht möglich ist, da man die in Terpentin durchsichtig gemachten Uterusanschwellungen ohne besondere Schwierigkeit nach der Lage des Embryos zum Schneiden orientiren kann, oder die einzelnen Uterusstückchen wurden an einem Ende mit einem scharfen Messer gespalten, dann mit zwei feinen Pincetten an den Zipfeln gefasst und der Länge nach auseinander gerissen. Dabei blieb allemal der Embryo in einer Hälfte der „Bruthöhle" sitzen und konnte bei auffallendem Licht genau gezeichnet, event. auch herausgenommen werden, worauf man ihn in jeder beliebigen Richtung in Schnittserien

zerlegen konnte. Die Schnittdicke nahm ich meistens zu $^1/_{133}$ mm, in einzelnen Fällen $^1/_{200}$ mm Dicke, was bekanntlich mit den modernen Microtomen (besonders von Jung) mit fast mathematischer Genauigkeit und Zuverlässigkeit möglich ist.

Bei der innerhalb des Uterus vor sich gehenden Embryonalentwicklung ist von vorn herein die Möglichkeit ausgeschlossen, die Entwicklungsvorgänge auch nur kurze Zeit hindurch, z. B. die Furchung an einem und demselben Ei direct zu verfolgen, und man ist darauf angewiesen, aus verschiedenen zur Beobachtung kommenden Stadien die Vorgänge selbst zu erschliessen. Je mehr Zwischenstufen man aufzufinden vermag, um desto richtiger lassen sich jene reconstruiren, und desto weniger leicht verfällt man in den Irrthum, Heterogenes aufeinander zu beziehen. Hinsichtlich der Furchung der Eier kann ich nur wenige Angaben machen, die sich alle auf die gröberen Verhältnisse beziehen; bei der Kleinheit der Eier ist es schon keine leichte Aufgabe, sie überhaupt im Uterus aufzufinden und ausserdem hatten, wie ich gern gestehe, die der Furchung vorausgehenden und sie begleitenden Erscheinungen in Kern und Kernkörperchen im vorliegenden Falle weniger Interesse für mich, als die Bildung der Keimblätter und der Aufbau des Embryos selbst.

Die jüngsten im Uterus aufgefundenen Eier befanden sich in geringer Entfernung (1—1,5 mm) vom Ovarium; äusserlich zeigte der Uterus keinerlei Veränderung und die Stelle, wo das Ei lag, konnte in dem durchsichtig gemachten Abschnitt nur durch einen schmalen dunkleren Querstreifen erkannt werden, hervorgerufen durch eine schwache Ansammlung der Kerne in dem hohen Cylinderepithel des Uteruslumens (Taf. VII, Fig. 41). Die Eier, die man an diesen Stellen auf Längs- oder Querschnitten findet, haben eine ellipsoide Gestalt, eine deutliche, stark lichtbrechende, aber sehr feine Membran (in Fig. 44 etwas zu dick ausgefallen) und einen Durchmesser von 0,046 zu 0,033 mm, im Mittel also ca. 0,04 mm, was dem Durchmesser der runden Ovarialeier gleichkommt. Ich fand solche Eier mit 2, 4 und 8 Kernen, die ihrerseits 0,009 mm gross und gleichmässig körnig waren, dabei den Farbstoff intensiv aufnahmen; dagegen konnte ich keine Grenzen zwischen den Furchungskugeln nachweisen, in welche diese Eier doch offenbar zerfallen waren. Manchmal war in Folge von Schrumpfung der Dotter an einzelnen Stellen von der Eimembran abgehoben (Fig. 46). Im Allgemeinen

zeigte er eine feinkörnige Structur, und seine Masse war in der Regel um die Kerne herum etwas dichter als an der Peripherie. Das einzige, was aus diesen Beobachtungen zu schliessen wäre, ist folgendes: Das Ei von P. Edwardsii und torquatus scheidet nach seiner Befruchtung eine Dotterhaut ab und macht im Anfangstheil des Uterus eine totale und (anfangs wenigstens) äquale Furchung durch.

Immer fanden sich bei den Eiern mit zwei Kernen, mitunter auch bei solchen in 4-Theilung zwei kleine Körperchen zwischen Dotter und Eimembran, in einer Einbuchtung des ersteren liegend (Fig. 44, 45, 46 *r* u. *r'*) die manchmal sehr blass waren (Fig. 46) häufiger aber dunkelgefärbt, scharfrandig und in diesem Falle stark lichtbrechend; in wenigen Fällen kam nur ein einziges dieser Gebilde zur Beobachtung. Man wird nicht fehlgehen, wenn man diese Körperchen als Polzellen (Richtungskörperchen) betrachtet; zuweilen liegen sie dicht nebeneinander, gewöhnlich aber auf entgegengesetzten Seiten des Dotters, wohin sie möglicherweise durch Verschiebung unter der Eihaut gerathen sind. Bei solchen Eiern, die mehr als 4 Furchungskerne enthielten, waren sie stets spurlos verschwunden; sie scheinen demnach sehr bald aufgelöst und resorbirt zu werden, da sie, von der Eihaut eingeschlossen, nicht anders wohin sich verlieren können.

Es ist in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Furchung in vollkommen regelmässiger Weise fortschreitet und nacheinander 16 und 32 Furchungskugeln erzeugt, obwohl solche Stadien nicht zur Beobachtung kamen; aus diesem Grund kann ich auch nicht angeben, bis zu welchem Stadium die Eihaut bestehen bleibt. Das nächste beobachtete Stadium aber lässt es als wahrscheinlich erscheinen, dass mit 32 Zellen Veränderungen beginnen, die durch die Resorption der Eimembran eingeleitet werden.

Die nächste Embryonalform zeigt höchst merkwürdige Erscheinungen, deren Wesen und Bedeutung nur schwer zu verstehen sind, zumal das vorhandene Material gerade für dieses Stadium nur sparsam war und die Darstellung desshalb nicht die gesicherte Grundlage hat, welche wünschenswerth gewesen wäre. Der Uterus ist an dem Orte, wo diese Embryonen liegen, durch Vermehrung und vor allem durch Umbildung der Elemente seiner Wandung, die oben beschrieben wurde, zwar etwas dicker geworden, zeigt aber noch keine nach aussen vorspringende Verdickung gegenüber den benach-

barten Stellen; durchsichtig gemacht lässt er im Innern keine Höhlung erkennen; dagegen sieht man eine dunkle Parthie, die auf einer nach innen vorspringenden Verdickung der bindegewebigen Uteruswand beruht; der Embryo ist nicht zu bemerken. Auf Quer- und Längsschnitten kommen nun zunächst folgende Veränderungen der Uteruswand zur Beobachtung: Vor und hinter der Stelle, wo der Embryo liegt, ist die bindegewebige Schicht der Uteruswand am stärksten verdickt, sodass zwei ringförmige, das Lumen einengende Wulste entstehen, die das Uterusepithel fast vollständig verdrängt und so den noch engen „Brutraum“ beinahe gänzlich von der übrigen Uterushöhlung abgetrennt haben. In diesen Verdickungen, ebenso wie in der Peripherie des Brutraumes selbst, findet man hauptsächlich die oben beschriebenen Zellennester, umgeben von ihren Bindegewebskapseln, untermischt mit wenigen einzelnen Zellen, die der Basalmembran des Uterusepithels anliegen (Fig. 47, 48, *Uw*). Die äussere Schicht der Uteruswandung hat sich unter Vermehrung ihrer Elemente ebenfalls verdickt und von der inneren Parthie durch eine starke Membran abgegrenzt, die mit dem Balkenwerk der Bindesubstanz zusammenhängt. Zwischen beiden Abtheilungen hat sich im Aequator der „Bruthöhle“ ein breiter ringförmiger Spaltraum gebildet, sodass die Uteruswand auf dem Querschnitt aus zwei concentrischen getrennten Ringen besteht. Dieser Spaltraum ist im Leben mit Flüssigkeit gefüllt, die entweder zur Ernährung des Embryos beiträgt oder aber im Verein mit der Verdickung in der Uteruswand durch Elasticität die Stelle, wo der Embryo liegt, vor schädigendem Druck durch die benachbarten Organe bei den oft schnellen und heftigen Contractionen der Mutter schützen soll.

Der Embryo selbst ist nicht mehr in eine Membran eingeschlossen und hat sich ganz auffallend vergrössert, wie schon aus einer Vergleichung der Fig. 47—50, *E* mit Fig. 46, die bei der nämlichen Vergrösserung gezeichnet sind, hervorgeht; sein Durchmesser beträgt in Fig. 47 = 0,07 mm, in den übrigen 0,088 mm. Von diesen vier Embryonen des vorliegenden Stadiums ist offenbar der in Fig. 47 abgebildete der jüngste; er stellt wie auch die folgenden, eine solide Kugel dar, die nur durch die Conservirung im Uterus, wo ungleiche Druckverhältnisse obwalteten, etwas unregelmässige Gestalt annahm; sämmtliche ihn zusammensetzenden Zellen sind pyramidenförmig, stossen mit ihren Spitzen im Mittelpunkt der

Kugel zusammen, und bilden mit ihren breiten, etwas gewölbten Grundflächen die Oberfläche derselben, ein Verhalten, das in Fig. 47, *E* und 48, *E* recht deutlich ist. (Die Uterusäste, welche die in Fig. 49 u. 50 im Querschnitt dargestellten Embryonen enthielten, wurden in Chromsäure conservirt, wodurch die Zellen nicht gut erhalten wurden; die Zellgrenzen sind verwischt, das Protoplasma besonders im inneren Theile derselben geschrumpft und gegen die peripher gelagerten Kerne zurückgezogen, sodass ein centraler Hohlraum entstand, der aber keineswegs normal ist und durchaus nicht als Furchungshöhle aufgefasst werden darf. Fig. 50 ist ausserdem kein reiner Medianschnitt durch den Embryo.) Das Protoplasma der Zellen, die den Embryo constituiren, ist dünn und enthält vacuolenartige Räume, die wohl im Leben mit Flüssigkeit erfüllt waren; die Kerne sind gross (0,012 mm), der Peripherie genähert, sehr feinkörnig, mit einem, häufig zwei kleinen runden Kernkörperchen.

Der Embryo füllt das Lumen des Uterus vollkommen aus; die Zellen des Uterusepithels aber sind wesentlich verändert; während sie in Fig. 43, *Ue* zwar vergrösserte Kerne besitzen, aber ihre hohe schmale Cylinderform noch beibehalten haben, sind sie nun (Fig. 47, *Ue*) ungemein niedrig und breit geworden; es müssen im Uterusepithel Zellverschiebungen stattgefunden haben, denn auf den Umkreis des citirten Schnittes kommen nur noch wenige (ca. 12); ihr Protoplasma ist faserig oder feinkörnig geronnen und macht gegenüber seinem früheren Aussehen den Eindruck der Degeneration; die Kerne dagegen sind etwas grösser geworden, als im normalen Epithel (0,016 mm im Durchmesser). Bei den etwas älteren Embryonen werden die Epithelzellen immer spärlicher und rudimentärer; in Fig. 48 sind nur noch ganz wenige Reste (*Ue*), in Fig. 49 gar keine auf dem gezeichneten Schnitt getroffen. Damit soll indessen nicht gesagt werden, dass das Uterusepithel hier völlig verschwinde; die Zellen desselben werden nur in der nächsten Umgebung des Embryo bis auf ganz wenige, zuletzt sehr platte Elemente reducirt. Dies geschieht nicht einfach dadurch, dass der Embryo durch seine Grössenzunahme die Zellen des Uterusepithels verdrängt, sondern es wirkt dabei auch die Verdickung der bindegewebigen Uteruswand mit, welche von aussen her das Lumen verengt; während an der Stelle, wo ein in Furchung befindliches Ei liegt, z. B. in Fig. 41, der Durchmesser des Uterus von einer Basalmembran des Epithels

zur andern beinahe 0,2 mm beträgt, misst er hier nur noch 0,093 mm, also höchstens die Hälfte.

Es ist aber sehr wahrscheinlich, und der Zustand der Zellen stützt die Annahme, dass das nahezu völlige Verschwinden des Epithels der Bruthöhle nicht allein auf Druckverhältnisse zurückzuführen ist, sondern zum guten Theil durch ihre Verwendung für die Ernährung des Embryos erklärt wird; dieser resorbirt ihr Protoplasma und wächst auf ihre Kosten; damit steht vor Allem auch der Umstand in Uebereinstimmung, dass der Durchmesser der Bruthöhle bei den drei Embryonen Fig. 47—49 fast genau derselbe ist, dass aber die Grössenzunahme des Embryos mit dem Kleiner- und Seltenerwerden der Epithelzellen gleichen Schritt hält. Denn dass der Embryo von aussen her Nahrung aufnimmt, erhellt schon daraus, dass die einzelnen ihn zusammensetzenden Zellen eine Grösse haben, die sie in Folge einfacher Furchung nicht besitzen könnten; denn jede einzelne Zelle ist fast halb so gross, wie das Ei selbst (cfr. Fig. 46 mit 47 u. 48, die bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind). An ein blosses Aufquellen des Embryo kann man nicht wohl denken, da auch die Kerne seiner Zellen grösser und dabei von ebenso dichter Structur sind, wie die der Furchungskugeln, und Anzeichen von Vermehrung zeigen (2 Kernkörperchen). Da nun nicht wohl einzusehen ist, auf welche Weise ein junger Embryo, der aus einem kleinen Ei ohne Nahrungsdotter hervorgeht, sich zum vielfachen Volumen vergrössern könnte, wenn nicht durch Nahrungsaufnahme von aussen her, so ist nichts wahrscheinlicher unter den beschriebenen Verhältnissen, als dass er die Uterusepithelzellen grösstentheils resorbirt.

Es drängten sich nun die Fragen auf, von welchem Furchungsstadium an beginnt diese merkwürdige Ernährung und Vergrösserung des Embryos: beginnt sie immer mit derselben Anzahl Furchungskugeln oder herrschen in dieser Hinsicht Variationen, wie sie sicherlich in späteren Stadien der Entwicklung vielfach auftreten; und ferner, wie verhält es sich mit der Vermehrung der Embryonalelemente in diesem Stadium: geht sie regelmässig oder unregelmässig vor sich und in welchem Verhältniss steht ihre Zahl mit der in der nächsten, scharf abgegrenzten Entwicklungsphase vorhandenen. Die geschilderten Ereignisse scheinen sich ungemein schnell abzuspielen und es ist dies wohl der Grund, warum mir unter den vielen

Embryonen nur vier Exemplare zu Gesicht kamen, die hierher gehören, und von diesen bahnt eines (Fig. 50) schon den Uebergang zum nächsten Stadium an. Da es bei der innigen, allseitigen Anheftung dieser Embryonen an das Uterusepithel nicht möglich war, dieselben zu isoliren, so konnte ich mir in keinem Falle eine Totalansicht verschaffen und auch die Zahl der Zellen, aus denen sie bestehen, nicht durch einfaches Zählen feststellen, was sonst bei deren Grösse und Durchsichtigkeit leicht gewesen wäre; trotz des jedesmal gemachten Versuches, durch Zerreissen des betreffenden Uterusstückes den Embryo frei zu bekommen, blieb er regelmässig zum grössten Theil vom Uterus umgeben, und wurde höchstens an einer Seite freigelegt; so musste ich den Uterus sammt seinem Inhalt schneiden, und dann durch Combiniren der Schnitte die Zahl der Zellen festzustellen suchen, eine Arbeit, die keine leichte ist und deren Resultat nicht allzu genau sein kann, wie gewiss jeder mit dem Mikroskop Vertraute wohl weiss.

Um die erwähnten Fragen einigermaassen beantworten zu können, schlug ich folgenden Weg ein: Durch mehrere Messungen wurde der Durchmesser der Kerne in den Embryonalzellen festgestellt zu 0,012 mm; die Dicke der Schnitte betrug 0,007 mm. In dem Falle, dass die Kerne alle nahe ihrer Mittelebene durch die Schnitte getroffen wären, käme jeder Kern in zwei aufeinander folgenden Schnitten vor; bei weitem die meisten Kerne jedoch werden, wenn auch nur noch in einem kleinen Kugelsegment, in drei benachbarten Schnitten zu finden sein. Zählt man nun durch sämmtliche Schnitte hindurch alle sichtbaren Kerne und Kerntheile und dividirt die Summe mit 3, so wird man annähernd die wirkliche Zahl der Kerne resp. Zellen finden können, aus denen der Embryo zusammengesetzt ist. Für den in Fig. 47 im medianen Durchschnitt abgebildeten Embryo erhält man auf diese Manier 47 bis 49 Kernstücke, getheilt durch 3 gibt 16; für Fig. 48 zähle ich $88 : 3 = 29^1/_3$, was, die möglichen Fehler in Rechnung gezogen, nahe genug an 32 Zellen herankommt. Die letztere Zahl finde ich auch auf dieselbe Methode bei den jüngsten Embryonen des nächsten Stadiums, das sich sonst bedeutend von dem beschriebenen unterscheidet.

Es scheint demnach kaum zweifelhaft zu sein, dass bei Peripatus Edwardsii die Furchung in regelmässiger Weise von 8 zu 16 und 32 Zellen fortschreitet; es findet sich aber hier das merkwürdige

Verhalten, dass schon in dem ungemein frühen Stadium von 16 Zellen der Embryo auf Kosten ihm fremder Elemente bedeutend wächst und wesentliche Veränderungen durchmacht; ferner, dass bereits mit 32 Zellen das, was wir gewöhnlich Furchung nennen, sein Ende erreicht und der Embryo unter abermaligen Veränderungen in Structur und Grösse in gewissem Sinne zur Larve wird. Er entwickelt nämlich jetzt Organe, mittelst deren er in Verbindung zum Uterus tritt und durch die er ernährt wird, Einrichtungen, die man gewiss als aus einem freien Larvenleben herübergenommen und modificirt ansehen darf, nur mit dem Unterschied, dass hier im Uterus das Larvenleben auf einer viel früheren Stufe beginnt, als es wahrscheinlich in der Freiheit möglich war; denn eine aus nur 32 Zellen bestehende freilebende Larve, noch dazu eines hoch organisierten Thieres, ist meines Wissens nicht bekannt.

b) Die Stadien des festsitzenden Embryos.

1. Bis zur Bildung der Keimblätter.

Der Uebergang von dem eben beschriebenen Embryonalstadium zu dem nächsten ist ein ungemein schroffer und scheint sich sehr schnell zu vollziehen; unter allen beobachteten Embryonen fand ich nur ein einziges Mal eine Form, welche ein Bindeglied zwischen denselben darzustellen scheint; doch will ich nicht verhehlen, dass der Erhaltungszustand nicht ganz so tadellos war, wie es zur Erlangung genauerer Einblicke wünschenswerth gewesen wäre. Das Aussehen des Embryos selbst (Fig. 50, *E*) und der Uteruswand weisen dieses Stadium zweifellos zu den in Vorstehendem geschilderten; dagegen finden sich ausser der weiten Bruthöhle noch einige Dinge, die für das nächste Stadium characteristisch sind und auch da gewöhnlich nicht von vorn herein vorkommen (z. B. die mit *Am* bezeichneten Zellen einer im Entstehen begriffenen Embryonalhülle). Es zeigt sich auch hier die noch öfter zu beobachtende Variabilität in der seitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Bildungen.

Während bisher die Embryonen in ihrem ganzen Umfang unmittelbar dem Uterusepithel anlagen, das zuletzt aus ganz wenigen platten Zellen bestand, liegen alle folgenden Stadien in einer mehr oder weniger weiten, vom modificirten Uterusepithel ausgekleideten

Höhle, die ich kurz als „Brutraum“ oder „Bruthöhle“ bezeichnen werde. Nach aussen macht sich dieselbe bemerklich durch die deutlich sichtbaren rundlichen oder ovalen, in späteren Stadien langgestreckten Anschwellungen des Uterus. Die Bruthöhlen sind öfter für das nämliche Embryonalstadium von sehr verschiedener Weite, was besonders für die sehr jungen Embryonen gilt; manchmal dürfte wohl die Conservirung an diesen Unterschieden schuld sein; indessen halte ich solche Variationen in weitaus den meisten Fällen für ganz normal. Im Allgemeinen ist als Regel aufzustellen, dass der Brutraum bei den jungen Stadien relativ viel grösser ist, als bei den älteren. Eine Zeit lang vergrössert er sich in demselben Verhältniss, in dem der Embryo wächst, sodass dieser sich immer in einem weiten Raum befindet; (bei einem Wachsthum des Embryo von 0,03 mm Durchmesser bis zu 0,1 mm nimmt der Brutraum mit Schwankungen von 0,1—0,3 mm im Durchmesser zu). Später dagegen wächst der Embryo schneller und füllt den Brutraum ziemlich aus; dieser vergrössert sich dann nur noch in dem Maasse, wie es die Grössenzunahme des Embryo verlangt. Die Bruthöhle ist im Leben mit Flüssigkeit erfüllt, die man hie und da auf Schnitten als feines Gerinnsel noch nachweisen kann; gewöhnlich aber ist keine Spur mehr davon zu sehen, woraus schon hervorgeht, dass sie sehr dünnflüssig ist und wenig gerinnbare Substanz enthält; in den späteren Stadien ändert sich das Verhältniss allerdings gänzlich und man findet dann die „Nährflüssigkeit“ des Embryos als homogen geronnenes Eiweiss, das alle Räume zwischen Uterusepithel und Embryo ausfüllt.

Was die Art der Bildung der Bruthöhle anlangt, so ist es sehr schwer, darüber sichere Angaben zu machen; wahrscheinlich sind es verschiedene Momente, die dabei zusammenwirken. Einmal kann aus den verdickten Uteruswänden Flüssigkeit in das Uteruslumen abgeschieden werden, wobei höchst wahrscheinlich die auftretenden Spalträume in denselben eine wichtige Rolle spielen, indem sie als Reservoirs für die sich ansammelnde Flüssigkeit dienen. Durch den Zerfall oder sonstige Umbildung des Uterusepithels kann die Flüssigkeit nicht erzeugt werden, da die Epithelzellen bis zur äussersten Grenze schon in den oben geschilderten Stadien resorbirt werden, ohne dass eine „Bruthöhle“ entsteht; dagegen fällt das Auftreten der Spalträume in die nämliche Zeit, sodass sie wohl die erwähnte Rolle spielen könnten. Der Raum, welcher den Embryo einschliesst,

ist ausserdem durch die Verdickungen der Uteruswand vor und hinter dem Embryo fast abgesperrt und wird es völlig, sobald die Reste des Uterusepithels anfangen, sich zu regeneriren; sie bilden dann einen allseitig geschlossenen Sack, der jede Verbindung mit dem übrigen Uterusepithel aufgibt und in toto sammt dem darin enthaltenen Embryo herauspräparirt werden kann (vgl. Fig. 8 u. 13, *Ue*). Andererseits kann der Embryo selbst mitwirken zur Bildung der Bruthöhle; während er bisher bei einem Durchmesser von 0,088 mm den ganzen Raum innerhalb der Basalmembran des Uterusepithels einnahm, zieht er sich nun plötzlich zusammen zu einem Zellhäufchen von weniger als dem halben früheren Durchmesser, wird aus einer Vollkugel zu einer Halbkugel, verringert also sein Volumen ganz beträchtlich. Das Verhalten der Embryonalzellen vor und nach diesem Process macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass die Verkleinerung des Volumens zu Stande kommt durch Ausstossen der Mengen von Zellsaft, der früher das Protoplasma der Embryo-Zellen durchtränkte; so könnte der Embryo selbst den ersten Anstoss zur Bildung der Bruthöhle geben, indem er durch Resorption des Uterusepithels sich Raum schafft und dann durch Ausscheidung von Flüssigkeit sich zusammenzieht.

Dass dies jedoch nicht immer der erste Vorgang sein muss, zeigt uns der in Fig. 50 abgebildete Embryo, der noch ganz die Form und Structur der früheren Stadien hat, dennoch aber bereits in einer Bruthöhle von 0,2 mm Durchmesser liegt. Das Uterusepithel (*Ue*) bildet schon einen geschlossenen Sack, obwohl seine Zellen noch in Verbindung stehen mit denen des übrigen Uteruslumens; der Embryo selbst besteht nach genauen Zählungen aus einigen Zellen, mehr als in Fig. 48 u. 49, und zeigt auch noch sonst Variationen gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten, wesshalb die hier zur Beobachtung gekommenen Verhältnisse als Ausnahme angesehen werden müssen.

Ueber das Verhältniss der Bruthöhle zum Embryo und zu den benachbarten Uterustheilen geben die Abbildungen, Figg. 9, 10, 11, 12, 16 u. 17, genügenden Aufschluss. Die Uteruswand ist nach wie vor verdickt und die Verdickung setzt sich aus denselben Elementen zusammen wie früher; gewöhnlich tritt jedoch in der inneren, dem Uterusepithel zunächst liegenden Schicht die Intercellularsubstanz nicht mehr in der Form dünner Kapselmembranen auf, sondern die

Kernnester sind eingebettet in eine mehr gleichartige, von schwachen Faserzügen durchsetzte Grundsubstanz (Fig. 52). Oft genug aber bleiben die alten Verhältnisse, wie sie in Fig. 47 u. 48 dargestellt sind, erhalten. Ueberall ist die in unregelmässigen Falten nach innen vorspringende, stark lichtbrechende Membran vorhanden, welche die beiden Bindegewebsschichten der Uteruswand voneinander trennt (Fig. 51 u. 52).

Mit dem Wachsthum des Brutraumes hält die Dickenzunahme der Uteruswand nicht gleichen Schritt; im Gegentheil wird dieselbe durch die Ausbauchung und Dehnung, welche durch die Flüssigkeitsansammlung im Innern bedingt ist, absolut dünner und nimmt von ca. 0,1 mm Dicke ab bis zu 0,05 mm; dann aber bleibt sie sich bis zum Ende der Entwicklung trotz der bedeutenden Vergrösserung der Bruträume ziemlich gleich, indem ihre Elemente sich im richtigen Verhältniss zur Oberflächenvergrösserung zu vermehren scheinen. Die Verdickungen vor und hinter den Bruthöhlen dagegen bleiben in voller Ausdehnung bestehen und gewähren einen vollständigen Verschluss des Uteruslumens, aus dem sogar das Epithel verdrängt ist (Fig. 9 u. 10).

Wenden wir uns nun zu den festsitzenden Embryonen, die der Häufigkeit ihres Vorkommens und der Uebereinstimmung in ihrer Organisation noch zweifellos normale sind. Das jüngste Stadium derselben ist abgebildet in Fig. 51, Taf. VIII und stärker vergrössert in Fig. 52, jedesmal im Medianschnitt; wir sehen hier einen Brutraum von 0,104 mm Durchmesser, auf dem Querschnitt kreisrund, umschlossen von den in zwei Schichten gespaltenen Wandungen des Uterus, deren Details deutlich in Fig. 52 erkennbar sind. Der Brutraum ist ausgekleidet durch einen schmalen Saum von Protoplasma, in welchem einige wenige längliche, meist platte Kerne eingebettet sind (auf dem gezeichneten Schnitte 8 im Umkreis), ohne dass Zellgrenzen nachzuweisen sind. Ich will gleich hier bemerken, dass vom Festsetzen des Embryo an die Uteruswand bis zu seiner Geburt das Epithel der Bruthöhle nicht mehr aus gesonderten Zellen, sondern ausnahmslos aus einer zusammenhängenden Protoplasmaschicht mit eingelagerten Kernen besteht, die ihrerseits wieder in verschiedenen Modificationen auftritt. Diese Protoplasmaauskleidung ist entstanden aus einer Reorganisirung und Modificirung der geringen Ueberreste des früheren aus gesonderten Zellen

bestehenden Uterusepithels; die Neuentwicklung greift sofort Platz, sobald durch Zusammenziehen des Embryos und Ansammlung von Flüssigkeit eine Bruthöhle auftritt, in welcher neben dem Embryo noch Raum für andere Bildungen vorhanden ist.

Den Embryo selbst bemerken wir als eine scheinbare kleine Verdickung der Höhlenauskleidung von 0,039 mm Breite und 0,02 mm Höhe; bei genauer Untersuchung zeigt sich, dass an der betreffenden Stelle der Protoplasmasaum des Uterusepithels continuirlich, wenn auch sehr dünn, unter dem Embryo wegzieht und dass diesem eine kleine Anzahl von Zellen, hier 6 auf dem Medianschnitt, mit deutlichen Contouren und rundlichem, grobkörnigen Kern ansitzen, die zusammen schwach gewölbt ins Lumen der Höhle vorspringen, wobei ihre äusseren Enden ein wenig convergiren. Uebersetzen wir uns dieses Bild im Zusammenhalt mit den sechs anderen Schnitten, welche den Embryo trafen, in ein Totalbild, so finden wir, dass derselbe nach sorgfältiger Zählung aus 32 länglichen Zellen besteht, die in einer einzigen Schicht angeordnet eine kreisrunde Platte bilden, die nach dem Uteruslumen schwach convex gewölbt, an ihrer Ansatzfläche schwach concav ausgehöhlt ist. Die Elemente, aus denen der Embryo besteht, unterscheiden sich von denen des Uterusepithels einmal durch die ganz deutlichen, wenn auch feinen Zellgrenzen, welche die Gestalt der Zellen genau erkennen lassen; besonders nach dem Uteruslumen zu sind sie von einem hellen Saum und scharfer Linie begrenzt, was bei dem Epithel der Bruthöhle nicht der Fall ist; ferner sind die Kerne der Embryozellen dick, rundlich, grobkörnig und färben sich stark, während die anderen dem dünnen Protoplasmasaum entsprechend schmal, ausserdem blass und feinkörnig sind, auch meist ein deutliches Kernkörperchen enthalten, das den Zellen des Embryo abgeht.[17])

Die Unterschiede zwischen dem Embryo dieses Stadiums und dem des vorhergehenden sind so bedeutend, dass man die beiden

---

[17]) Dies ist immer der Fall bei Sublimatbehandlung; bei Conservirung in Osmiumsäure bieten alle Kerne andere Bilder; sie sind dann homogen und besitzen scharf contourirte Kernkörperchen, sowohl die des Uterusepithels als die des Embryos; immer aber sind deutliche Unterschiede zwischen beiderlei Elementen wahrzunehmen. Alle Angaben bezüglich der Structur von Zellen und Kernen in Folgendem beziehen sich auf in Sublimat getödtete, gefärbte und in Canadabalsam eingeschlossene Objecte; andere Behandlung ist jedesmal angegeben.

kaum aufeinander beziehen würde, wenn man sie nicht hintereinander im Uterus fände; die zweiunddreissig Zellen, welche vorher eine solide Kugel bildeten, in deren Mittelpunkt alle zusammenstiessen, haben sich in eine einschichtige schwach gewölbte Platte angeordnet, die grossen blasigen Elemente sind viel kleiner, ihr Protoplasma dicht, sehr feinkörnig geworden, ihre scharfen membranartigen Contouren haben zarten Grenzlinien Platz gemacht und auch die Structur der Kerne ist verändert. So auffallend diese Veränderungen auch sind, so stehen sie doch nicht als ganz vereinzelter Vorgang in der Embryologie da; wenigstens sind eine Anzahl Fälle bekannt, wo der Embryo in gewissen Stadien seiner Ausbildung sich ebenfalls ganz bedeutend zusammenzieht, z. B. die Embryonen der Insecten — allerdings in einem späteren Stadium.[18]) Neuerlich machte Walter Heape[19]) auf einen Vorgang in der Entwicklung des Maulwurfs aufmerksam, der trotz der weiten Kluft in der verwandtschaftlichen Stellung dennoch mit unserem Falle die grösste Aehnlichkeit besitzt. Das gefurchte Ei des Maulwurfs hat einen Durchmesser von 0,15—0,17 mm und besteht aus einer äusseren Lage von Zellen und einer inneren Zellenmasse, welche bei einem Durchmesser von 0,1—0,12 mm den Innenraum ganz ausfüllt. Im nächsten Stadium aber zieht sich die innere Zellenmasse, die allein zum Embryo wird, so zusammen, dass eine Höhlung auftritt, die von der äusseren Zellschicht umschlossen ist, worauf dann die „inner mass“, die nun einen Durchmesser von nur 0,06 mm hat, als kleines Zellhäufchen dem „outer layer“ ansitzt, ganz so, wie der Embryo von Peripatus seinem Uterusepithel; in beiden Fällen wird durch Zusammenziehen des Embryos ein Raum geschaffen, der sich mit Flüssigkeit anfüllt; in beiden Fällen wird zunächst die Zahl der Embryozellen nicht vermindert, sondern dieselben werden nur kleiner; auch beim Maulwurf sind sie während des besprochenen Vorganges weniger körnig geworden. Ohne an weitere Beziehungen denken zu wollen, muss die Analogie der Vorgänge auffallen.

Es war an dem vorhandenen Material nicht auszumachen, ob das eben beschriebene Embryonalstadium unmittelbar auf den soliden

---

[18]) Vgl. z. B. Korotneff: „Entwicklung des Herzens bei Gryllotalpa“. Zool. Anzeiger No. 156, 1883.

[19]) Walter Heape, The Development of the Mole (Talpa europaea) in: Quart. Journ. Micr. Sc. July 1883.

kugeligen Embryo folgt oder ob sich dessen Zellen zuerst in einer vollkommen ebenen Platte anordnen, die sich erst allmählich convex nach dem Uteruslumen erhebt; es liegt auch nichts daran; jedenfalls haben wir von da aus alle Uebergänge zu den weiter entwickelten Formen, wie solche in Fig. 53—57 jedesmal im Medianschnitt abgebildet sind.

In diesen Stadien beginnt nun schon die Bildung eines Embryonalorgans, einer feinen zelligen Hülle, die in ihrem fertigen Zustand den Embryo von seiner Ansatzstelle am Uterusepithel an völlig umhüllt und sich dabei fest an das Letztere anlegt; ich bezeichne dieselbe ohne jede Beziehung als Amnion. Im Auftreten der ersten Anfänge dieses Gebildes herrschen ziemlich weitgehende Variationen, sodass oft bei kleinen Embryonen, die aus einer geringen Zahl von Zellen bestehen, aber offenbar jünger sind, das Amnion in seiner Ausbildung weiter vorgeschritten ist, als in älteren. Man kann daher das relative Alter der Embryonen nicht nach der mehr oder weniger vollkommenen Ausbildung des Amnions beurtheilen, sondern man muss sich dabei auf eine Summe anderer Verhältnisse stützen: Grösse des Embryos, Zahl seiner Zellen, Zustand des Uterus und seines Epithels, Weite der Bruthöhle, vor Allem Zahl der jüngeren Embryonen des nämlichen Uterusastes und deren Aussehen, mit einem Worte, auf den Habitus der Embryonen; bei längerem Studium eines Gegenstandes lässt dieser, wie bekannt, den Beobachter ein ziemlich richtiges Urtheil treffen.

Die leicht gewölbte Zellenplatte des Stadiums Fig. 52 wird unter Vermehrung ihrer Elemente, die nun nicht mehr in der regelmässigen Weise der Furchung vor sich geht, grösser und wölbt sich dabei mehr und mehr ins Innere der Bruthöhle vor; die centralen Zellen geben ihre Verbindung mit dem Uterusepithel auf, und so entsteht ungefähr eine halbe Hohlkugel von Zellen, deren Wandung sehr dick ist, da sie aus einer Lage hoher Zellen besteht, welche ein enges Lumen einschliessen (vgl. Fig. 53 u. 54). Die Halbkugel ist nur noch mit einem Kreis von Zellen am Uterusepithel angeheftet, die als Basalzellen des Embryos bezeichnet werden sollen. Die Zellen des Embryos besitzen den früheren Character, nur in Fig. 53 sehen sie etwas anders aus; die Kerne sind hier rundlich, feinkörnig und zeigen stark lichtbrechende Kernkörperchen, mitunter zwei in einem Kern; wahrscheinlich sind die Verschiedenheiten auf

Rechnung der Conservirung zu setzen. Bedenkt man indessen die rege Zellvermehrung, die in diesen Embryonen stattfinden muss, wobei ja bekanntlich der Kern vielfach den regsten Antheil unter mannigfachen Veränderungen seiner Structur nimmt, so kann dadurch das verschiedene Aussehen der Kerne in den Abbildungen, wo sie mit möglichster Naturtreue wiedergegeben sind, wohl seine Erklärung finden. Auch der Hohlraum der Halbkugel zeigt Verschiedenheiten besonders in der Grösse, die indessen bei jüngeren Embryonen nicht bedeutend sind und hauptsächlich darauf beruhen, wie eng der Kreis der Basalzellen zusammengerückt ist; so zeigt Fig. 53 eine engere Höhle als Fig. 54. Ferner finden sich bei weiterem Wachsthum kleine Verschiedenheiten in der Gestalt des Embryos; neben der entwicklungsgemäss normalen Halbkugel, die durch Näherrücken der Basalzellen zur flachgedrückten mit einer Oeffnung versehenen Hohlkugel wird, trifft man Embryonen, die höher als breit sind (Fig. 55 u. 56); diese Form beruht wahrscheinlich auf Contractions- und Druckverhältnissen der Umgebung, die entweder in Folge der Conservirung erst eintraten, oder auch schon im Leben vorhanden waren; es ist ja durchaus wahrscheinlich, dass diese zarten und weichen Gebilde jeder Druckverschiedenheit, der sie im Körper der Mutter oft genug unterworfen sind, durch Gestaltsveränderung nachgeben, die sich wieder ausgleicht mit ihrer Ursache; dass unter vielen normalen auch solche veränderte Gestalten conservirt werden, ist verständlich, und wenn sie gerade in Folge glücklicher Zufälle beim Schneiden in richtiger Weise getroffen wurden und gute Bilder lieferten, so nahm ich keinen Anstand, dieselben trotz ihrer etwas abnormen Gestalt mitzutheilen. Druckverhältnisse in Folge der Conservirung sind es gewiss, welche das in Fig. 56 dargestellte Bild erzeugt haben, das aber in allen Einzelheiten ungemein klar ist. Der Uterus hat sich so contrahirt, dass die Bruthöhle vielfache Falten ihrer Wandung aufweist und sehr eng geworden ist. Das Uterusepithel hat sich noch stärker zusammengezogen und sammt dem ansitzenden Embryo abgehoben, sich zugleich in Folge der Contraction verdickt, wodurch die Kerne desselben rund geworden und einander näher gerückt sind. Der Embryo findet gerade noch Platz im Lumen des vom Uterusepithel gebildeten Sackes und hat seine Gestalt derjenigen des Raumes angepasst; seine innere Höhle ist sehr eng, spaltförmig geworden, aber sehr deutlich umgrenzt.

An seiner Ansatzstelle an das Uterusepithel zeigt letzteres scheinbar eine Lücke, weil es sich hier wegen der Fixirung des Embryos nicht contrahiren konnte und seine ursprüngliche Dünnheit beibehalten musste.

Die Mehrzahl der Embryonen dieses Stadiums zeigt die Form der Halbkugel bis zur flachgedrückten Hohlkugel, die aber immer gegen das Uterusepithel offen ist. Diese Embryonen erinnern in ihrer Gestalt nur an das durch Kleinenberg[20]) bekannt gewordene junge Stadium von Lumbricus trapezoides, wo aus dem gefurchten Ei sich ebenfalls eine Hohlkugel (vescichetta germinativa) entwickelt, die sich, jedoch nicht immer, an einer Stelle öffnet. Ob man aber diese beiden Embryonalformen miteinander direct vergleichen darf, will ich nicht discutiren, da einmal das Zustandekommen sowie das Schicksal der offenen Hohlkugel ein ganz abweichendes ist, und ferner in beiden Fällen, wenigstens bei den jungen Stadien, vom ursprünglichen Entwicklungstypus offenbar ziemlich abweichende Verhältnisse Platz gegriffen haben. Vielleicht aber finden sich bei weiteren Untersuchungen noch mehr Embryonalformen dieser Art, woraus deren Bedeutung dann, möglicherweise als sehr primitive Form, erkannt werden wird.

Im Lumen der meisten Embryonen dieses Stadiums von Peripatus Edwardsii findet sich ein, selten mehrere glänzende Körper; solche sind abgebildet in Fig. 53, 57 u. a. Sie sind von wechselnder Gestalt und Grösse, bald rund, bald birnförmig, manchmal unregelmässig und in einzelne Brocken zerfallen. In manchen Embryonen des vorliegenden Stadiums fehlen sie, kommen indessen auch noch in etwas älteren Embryonen vor; später aber sind sie nicht mehr zu bemerken. Wahrscheinlich ist es jedesmal eine oder mehrere Zellen, die sich aus dem Verbande der übrigen losgelöst haben, ins Innere des Embryos gerathen und hier einer Metamorphose anheimfallen, so, dass ihre Zerfallsproducte und Kerne sich durch starkes Lichtbrechungsvermögen auszeichnen. Diesen Eindruck macht unter den gezeichneten Embryonen besonders der glänzende Körper in Fig. 57 und noch mehr der im Lumen eines älteren Embryos von P. torquatus sich findende (Fig. 70), der zweifellos eine eliminirte und degenerirte Zelle ist. Zudem kann

[20]) N. Kleinenberg: „Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides.“ Napoli 1878.

man oft genug ähnliche runde, ungemein stark lichtbrechende Kügelchen in oder zwischen den Zellen älterer Embryonen finden, wo man es meistens mit Kernbildungen zu thun hat, die im Zusammenhang mit Zelltheilungen stehen (vgl. z. B. Fig. 62); theilweise mögen es auch hier Ausscheidungsproducte von Zellen sein, welche aus dem Organismus des Embryos entfernt und später aufgelöst werden. Ein gleiches Schicksal scheint der centrale glänzende Körper zu erleiden.

In den nicht ganz frühen Phasen des Stadiums, mit dem wir es gerade zu thun haben, jedoch ebenfalls wieder mit ziemlich weitgehenden Unterschieden hinsichtlich der Zeit des Auftretens zeigt sich im Protoplasma des Uterusepithels eine Bildung, die es ausserordentlich leicht macht, die Grenze zwischen Uterusepithel und Bildungen, die vom Embryo ausgehen, mit grösster Schärfe zu erkennen. Man sieht nämlich zuerst ganz feine Körnchen (Fig. 53 u. 57), die bald zahlreicher und gröber werden (Fig. 55 u. 56 etc.), stark lichtbrechend und im frischen Uterus von brauner Farbe sind. Sie sind durch die ganze Dicke der Protoplasmaschicht vertheilt, am dichtesten jedoch um die Kerne herum und an der dem Uteruslumen zugewendeten freien Fläche angeordnet. Sie sind es, welche am frischen Uterus den jungen Bruthöhlen eine rothbraune Färbung geben, und dieselben recht auffällig machen, auch wenn die Anschwellung selbst noch sehr unbedeutend ist, dabei aber den Einblick in dieselbe völlig hindern; in Fig. 6, Taf. V ist eine solche Uterusstelle nach einem frischen Präparat unter gelindem Druck des Deckgläschens wiedergegeben. Unterstützt durch diese Körnchen sehen wir in Fig. 53 u. 58 die sehr dünne Protoplasmaauskleidung der Bruthöhle unter dem Embryo hinziehen, was in den anderen Figuren ohnedies deutlich ist. Die Kerne des Epithels sind stets frei von solchen Körnchen und gewöhnlich homogen oder sehr feinkörnig; wo in den Zeichnungen auch die Kerne die besprochenen Körnchen zeigen, sind es allemal im Protoplasma darüberliegende, nie in der Kernsubstanz auftretende Bildungen. Ebenso sind die Zellen des Embryo ausnahmslos frei von diesen Körnchen, die sich in der Reproduction durch die Zeichnung leider nicht mit genügender Deutlichkeit von der grobkörnigen Form der Kernsubstanz unterscheiden lassen, im gefärbten Präparat ist jede Verwechselung absolut ausgeschlossen.

Das Auftreten dieser Körnchen und ihre oft massenhafte Ansammlung (Fig. 56) hängt wohl mit der Ernährung, Regeneration und späteren immensen Entwicklung des Uterusepithels zusammen; ich kann mir keine andere Anschauung bilden, als dass gleichsam im Ueberschuss zugeführte Ernährungsstoffe in der Form dieser (Eiweiss-?) Kügelchen im Uterusepithel abgelagert werden, um unter allmählicher Resorption zur Bildung von neuem Protoplasma Verwendung zu finden. Im Einklang damit stünde die Thatsache, dass mit der Erstarkung und mächtigen Entwicklung des Epithels die Körnchen später wieder völlig verschwinden.

Am Embryo selbst treten nun in rascher Folge einige anfangs unscheinbare Veränderungen auf. Während die grossen Kerne seiner Zellen im Allgemeinen von lockerer, grobkörniger Structur sind, sodass sie oft in unregelmässige Krümel und Brocken zerfallen (Fig. 59 u. 60), während ihre Contouren nicht scharf hervortreten und höchstens bei Osmiumsäurebehandlung deutlich werden (Fig. 62), unterscheiden sich früher oder später die Kerne der Basalzellen bei jeder Behandlungsweise deutlich von den übrigen Elementen des Embryo dadurch, dass sie länglich, scharf contourirt, homogen sind und ein deutliches Kernkörperchen besitzen. Schon in Fig. 54 fallen sofort die Kerne der beiden im Schnitt getroffenen Basalzellen durch homogene Substanz, starke Färbung und präcise Gestalt auf, in Fig. 57 finden wir sie wieder, obschon den übrigen Kernen etwas ähnlicher, in Fig. 60 sind sie sehr deutlich und haben sich schon so vermehrt, dass sie zwei Reihen bilden. Auch in Fig. 59 sind sie vorhanden, während sie in anderen Embryonen dieser Stadien fehlen, — eine neue Variabilität im Auftreten und der zeitlichen Aufeinanderfolge von Organen in diesen frühen Entwicklungsphasen. Aus diesen Basalzellen mit ihren anders geformten Kernen gehen die Anheftungs- und Ernährungsorgane des Embryos hervor, die ich ihrer Gestalt und Function wegen als Nabelstrang und embryonale oder foetale Placenta bezeichne. Ihre Kerne unterscheiden sich für alle Folge scharf von denen des eigentlichen Embryos, wenn sie auch nicht ganz den Character beibehalten, den sie in diesem Stadium haben.

Ebenfalls nicht genau zur nämlichen Zeit in Rücksicht auf den Ausbildungsgrad des Embryos beginnt in diesem Entwicklungsstadium die Anlage der als Amnion bezeichneten Hülle des Em-

bryos, die ebenso wie Placenta und Nabelstrang provisorisches und vorübergehendes Embryonalorgan ist. Ich muss leider gestehen, dass mich die Resultate meiner Untersuchungen gerade hinsichtlich der Art und Weise, wie dieses Organ sich entwickelt, am wenigsten befriedigen, und ich bin genöthigt, hier theilweise zu Combinationen meine Zuflucht zu nehmen, die allerdings bei der Menge der beobachteten Stadien der Wahrheit ziemlich nahe kommen werden; ich werde indessen bestrebt sein, in der Darstellung Beobachtung und Vermuthung auseinander zu halten.

Die erste Andeutung einer Bildung, die dem Amnion den Ursprung gibt, ist in Fig. 57 zu bemerken; hier sitzt dem Embryo an einer Stelle nach dem Uteruslumen zu eine Zelle auf, die buckelförmig vorspringt, und offenbar im Begriff ist, sich aus dem Verband der übrigen Zellen zu lösen. Sie kann nur ein Theilungsproduct einer ächten Embryonalzelle sein, denn das Uterusepithel ist gerade bei diesem Embryo so schwach entwickelt, dass sie daher nicht stammen kann, und ausserdem sitzt sie in einer seichten Einbuchtung der Oberfläche des Embryos. Um den Kern, besonders zu beiden Seiten bemerkt man eine sehr geringe Menge von Protoplasma. Aehnliche Kerne, die sich gewöhnlich von denen des Embryos etwas unterscheiden, sieht man ferner bei den Embryonen von Fig. 55, 56 etc. und zwar von einer grösseren Menge von Protoplasma umgeben, das keine Spur einer Membran erkennen lässt. Bilder, die ich an zahlreichen anderen Embryonen erhielt, die sich indessen nicht immer zur bildlichen Darstellung eignen, machen es zur Gewissheit, dass diese Zellen in Folge von Theilungen aus dem Embryo austreten, und zwar fast gleichzeitig immer mehrere, jedoch in sehr geringer Zahl, dass dieselben sich dann selbständig vermehren, wobei sie zunächst auf dem Embryo liegen bleiben. So entstehen kleine Zellhäufchen (Fig. 53, 60) auf dem Embryo, die ihrem Aussehen nach im Leben amöboide Bewegungen ausführen konnten; sie zeigen keine Membran, dagegen allerlei längere und kürzere Fortsätze, die sich theils der Oberfläche des Embryos anschmiegen, theils von ihm abstehen, — mit einem Wort, es scheinen embryonale Wanderzellen zu sein, wie sie vielfach bei der Entwicklung der Thiere in verschiedenen Stadien bereits bekannt sind. Mitunter scheint ihre Zahl auch später noch vom Embryo aus vermehrt zu werden; wenigstens beziehe ich die in Fig. 60 deutlich zu sehende

Zelltheilung auf einen solchen Vorgang. Sie können zu gleicher Zeit an verschiedenen Stellen des Embryos austreten, immer aber an der freien Oberfläche; ihre Vermehrung und Wanderung muss eine sehr lebhafte sein, denn die Embryonen, bei denen man nur eine oder zwei Amnionzellen findet, sind recht selten.

In den meisten Fällen überziehen sie zunächst den Embryo mit einer dünnen Protoplasmaschicht, wobei sie vielleicht nur durch pseudopodienartige Ausläufer miteinander anastomosiren, was auf Schnittserien nicht gut festgestellt werden kann; die Kerne bilden in diesem Ueberzug stark hervorragende Höcker. Fast immer findet man an einer Stelle auf dem Embryo eine grössere Zahl der Kerne beisammenliegen, und es bedeutet dies vielleicht ein Bildungs- oder Vermehrungscentrum, das noch anzutreffen ist, wenn das Amnion sich schon wohl entwickelt hat. Sobald die äussersten Zellen so weit über den Embryo heruntergewandert sind, dass sie die Basalzellen bedecken, schlagen sie sich auf das Uterusepithel über und wandern an diesem entlang, wodurch allmählich die Bruthöhle von einem dünnen (vielleicht netzförmigen) Protoplasmaüberzug ausgekleidet wird, der eine geringe Zahl von Kernen enthält.

In vielen Fällen wählen die Wanderzellen von der Oberfläche des Embryos aus einen kürzeren Weg, um zum Uterusepithel zu gelangen; sie wandern, immer miteinander in Verbindung bleibend, quer durch die Bruthöhle (Fig. 59) um sich an beliebiger Stelle an jenes anzulegen; selbst wenn sie am Embryo herunterrücken, verlassen sie ihn doch mitunter, bevor sie seine Basis erreicht haben, wie dies in Fig. 60 der Fall ist. Einzelne Zellen scheinen selbst ihren lockeren Verband aufzugeben und frei durch die mit Flüssigkeit gefüllte Bruthöhle zu wandern, um erst später wieder mit anderen ähnlichen Zellen in Verbindung zu treten. Man findet nämlich hie und da in Bruträumen, welche einen Embryo mit einem Häufchen von Amnionbildungszellen enthalten, auf Schnitten mitten in der Bruthöhle oder an der dem Embryo gegenüberliegenden Wand einen oder mehrere Kerne, von einem Protoplasmahof umgeben, die genau den ersteren gleichen.

Das Resultat aller dieser Variationen desselben Vorganges ist, wie gesagt, eine feine Austapezirung der Bruthöhle durch einen zarten Protoplasmaüberzug, in welchem Zellgrenzen nicht nachzuweisen sind, und in dem um die Kerne herum etwas reichlichere

Protoplasmaansammlungen sich finden. Dieser letztere Umstand, zusammengenommen mit der grossen Zartheit des betreffenden Gewebes, sowie einige Beobachtungen an ganzen Embryonen in situ machen es mehr als wahrscheinlich, dass das Amnion anfänglich aus netzförmig zusammenhängenden Zellen besteht und erst später eine zusammenhängende Tapete bildet. Da sich das Amnion von der Uteruswand auf den Embryo überschlägt und diesen überzieht, so liegt derselbe anfangs zwischen Amnion und Uterusepithel, aber nicht im Lumen der Bruthöhle. Dieses Verhältniss ist klar zu erkennen in Fig. 63, wo sich das ganze Amnion vom Uterusepithel abgehoben hatte; die Amnionbildungszellen sind hier nicht bis zur Basis des (schon weiter entwickelten) Embryos heruntergerückt, sondern hatten sich schon früher auf das Uterusepithel übergeschlagen; die Verbindung mit den auf dem Embryo liegenden Zellen ist zweifellos. Noch deutlicher ist letzteres Verhalten in Fig. 59, wo das Amnion die Uterushöhle noch nicht ganz auskleidet, zweifellos aber seinen Ursprung von den Zellen nimmt, die den Embryo bedecken. Auch in Fig. 60 steht das Amnion in Verbindung mit dem Zellenhäufchen auf der Oberfläche des Embryos; es scheint auch hier noch nicht völlig zusammenhängend zu sein, obwohl nicht ausgeschlossen ist, dass einzelne Fetzen beim Schneiden verloren wurden. Die vortreffliche Methode, die Schnitte mit Colodium-Nelkenöl aufzukleben, sichert indessen mit grosser Gewissheit vor derartigen Verlusten, und man kann annehmen, dass da, wo eine Unterbrechung der Membran zu bemerken ist, wahrscheinlich eine normale Lücke zwischen den Pseudopodien der Amnionzellen getroffen wurde, besonders, wenn im nächsten Schnitt diese Lücke ausgefüllt ist, was sich meistens so findet. In Folge der Feinheit des Protoplasmanetzes haben sich die membranartigen Verbreiterungen in den Schnitten oft umgelegt, wodurch die Unregelmässigkeiten in der Dicke sich erklären.

Der Ausschluss des Embryo aus dem Lumen der Bruthöhle durch das Amnion bleibt nicht bestehen. Mit der Umbildung der Basalzellen zu Nabelstrang und Placenta rücken die Zellgruppen von der Oberfläche des Embryo herunter, indem sie zur völligen Auskleidung der Bruthöhle verwendet werden, und das Amnion setzt sich dann direct an den Rand der Placenta an, wodurch der Embryo frei, ohne Zellenüberzug wieder in das Lumen des Brutraumes hinein-

ragt, der jetzt zu innerst vom Amnion austapezirt ist. Dann bildet letzteres sicherlich auch eine zusammenhängende protoplasmatische Membran mit eingelagerten Kernen, die sich so innig an das unterdessen veränderte Uterusepithel anlegt, dass eine Verschmelzung zu Stande kommt. Doch auch dann noch bleibt es als dichtere Grenzschicht zu erkennen, die sich mitunter ablöst; dabei bleiben gewöhnlich kleine Partikelchen des Uterusepithels an seiner Aussenseite hängen (vgl. Fig. 68), was auf die innige Verbindung hinweist.

Wenden wir uns nun zunächst der Weiterausbildung der Anheftungsorgane des Embryos zu, so bemerken wir in Fig. 60, dass die Basalzellen desselben sich bereits in der Weise vermehrt haben, dass zwei Reihen übereinander liegen. In diesem Stadium, manchmal auch schon früher, beim Vorhandensein einer geringeren Zahl von Basalzellen, rücken dieselben von allen Seiten näher zusammen und verschliessen allmählich die Oeffnung, mit welcher der Embryo dem Uterusepithel ansass; dadurch erhält die ganze Embryonalanlage die Gestalt einer allseitig geschlossenen, etwas flachgedrückten Hohlkugel, deren Wandung an der Seite, wo sie den Uterus berührt, viel dünner ist, als an den freien Seiten. In Fig. 59 sehen wir ein Stadium im Medianschnitt, wo der Verschluss der Embryonalhöhle gerade stattfindet; die Basalzellen haben sich bis zur völligen Berührung einander genähert. Weiter vorgeschritten ist dieser Process in Fig. 61, wo die Basalzellen sich schon sehr vermehrt haben (ein Kern ist in Theilung befindlich) und dadurch, dass sie einschichtig nebeneinander liegen, dem Embryo eine breite Basis verschafft haben; dasselbe Bild zeigt Fig. 62 von einem etwas vorgeschrittenen Embryo; hier sind zwar die Kerne der Basalzellen in Folge der Behandlung mit Osmiumsäure ganz gleichartig conservirt mit denen des eigentlichen Embryos, doch lassen sich erstere leicht durch ihre geringere Höhe und ihre Berührung mit dem Uterusepithel erkennen, das sich seinerseits durch die Anhäufung der Pigmentkörnchen scharf abhebt.

Während der allmählichen Weiterentwicklung des Embryos vermehren sich nun die Basalzellen sehr lebhaft und bilden bald ein kleines Polster, das dem Embryo als Basis dient; im gewöhnlichsten Falle ist die mit der Vermehrung gleichzeitig erfolgende Ausbreitung dieser Zellen keine allseitige, sondern sie überwiegt nach einer Richtung hin und zwar meistens so, dass das Zellen-

polster unter dem Embryo seitlich hervortritt und sich quer zur Längsachse des Uterus ausdehnt und im Verlauf des Weiterwachsthums anstrebt, die Bruthöhle im Sinne eines Aequators zu umspannen. Dies geschieht indessen niemals vom Embryo aus nach beiden Seiten, sondern immer nur nach einer Richtung hin, sodass der Embryo selber stets am einen Ende der ganzen Bildung ansitzt; auch steht die Richtung der so auftretenden Placenta nicht immer quer zur Längsachse des Uterus, sondern öfter unter spitzem Winkel dazu geneigt, manchmal sogar, wenigstens im Anfang, mehr der Länge nach. Eine junge Placentaanlage ist in Taf. IX, Fig. 64 wiedergegeben. Der Embryo ist in diesem Schnitt nicht median getroffen, da die Schnittrichtung nur beim günstigsten Zufall gerade durch die Längsachse der Placenta und zugleich durch die Medianebene des Embryo fällt; auch die Ansatzstelle der Placenta an den Embryo ist nur tangirt und desshalb so schmal. Dennoch ist das in Vorstehendem Gesagte deutlich an dieser Figur zu demonstriren. Der Embryo und auch ein Theil der jungen Placenta hat sich vom Uterusepithel abgehoben; man sieht aber an den Contouren, die genau ineinander passen, dass ursprünglich beide einander fest anlagen; auch einige Amnionzellen (*a*) liegen dem Uterusepithel auf. Auf den benachbarten Schnitten ziehen sich die Placentazellen mehr unter den Embryo und stellen eine breite Verbindung her. Zellgrenzen sind in der Placenta schon in diesem Stadium nicht mehr sichtbar, obwohl man um die einzelnen Kerne eine dichtere Ansammlung von Protoplasma deutlich wahrnehmen kann; die Zellkerne sind meist homogen, scharf umrandet und enthalten ein, häufig zwei stark lichtbrechende Kernkörperchen, eine Structur, die auch bei solcher Behandlung deutlich ausgesprochen ist, bei der die Kerne der Zellen des Embryos nur einen grobkörnigen Inhalt zeigen.

Manchmal ist in diesem und auch noch späteren Stadium der Entwicklung das Uterusepithel ziemlich unverändert geblieben, d. h. es ist ein dünner Protoplasmasaum, vollgefüllt mit braunen Körnchen und führt nur spärliche langgestreckte platte Zellkerne. In einzelnen Fällen aber fängt es jetzt schon an, seine Structur etwas zu verändern; zuerst in der Nähe des Embryos, besonders in der Ausbreitung der jungen Placenta und deren Verlängerung wird es dicker und kräftiger, das Protoplasma gleichsam vollsaftiger, ungemein zart in Structur und Färbung nach Anwendung von Tinctionsmitteln; es

macht den Eindruck erhöhter Lebensthätigkeit, die Kerne werden zahlreicher, grösser, nehmen rundliche Gestalt an; dabei verschwinden die braunen Körnchen immer mehr, indem sie kleiner werden und sich fast nur noch in der Nähe der Kerne und an der innersten Grenzschicht des Epithels finden. Zellgrenzen gibt es nicht, und sie treten auch nie mehr im Epithel der Bruthöhle auf. Welche Variationen übrigens in dieser Beziehung bei den einzelnen Entwicklungsstufen herrschen können, erhellt aus einer Vergleichung von Fig. 64 und Fig. 65, wo im ersten Falle das Uterusepithel der eben gemachten Schilderung entspricht, während es bei dem zweiten, viel weiter vorgeschrittenen Embryo auf einer bedeutend ursprünglicheren Stufe steht.

Ich kann hier füglich die Schilderung eines Embryos von P. torquatus einschieben, der auf dem oben behandelten Stadium der Entwicklung steht, weil er in Folge seiner histologischen Structur geeignet ist, die Verhältnisse ganz besonders klar zu machen. Nächst einem in Furchung befindlichen Ei, das aber, schlecht erhalten, durch das Schneiden unbrauchbar geworden war, ist der in Taf. X, Fig. 70 im Querschnitt abgebildete Embryo das jüngste Stadium, das ich von dieser Species in vorzüglichem Zustande gewinnen konnte. Das Uterusepithel, nur in seinem inneren Theil gezeichnet, hatte sich von der übrigen Uteruswand abgehoben, was mitunter auch bei P. Edwardsii vorkommt.

Es besteht aus grossen Zellen mit deutlichen Membranen und ungeheuren runden Kernen und bildet in Folge seiner Ablösung von der Unterlage eine unregelmässige Höhle, in welcher der Embryo an einer Stelle angeheftet ist. Tritt schon bei P. Edwardsii der Unterschied zwischen Embryonal- und Basalzellen hervor, so ist er hier geradezu frappant. Der Embryo, stumpf kegelförmig, besteht aus grossen Zellen mit mächtigen Kernen von sehr feinkörniger Structur, die ein oder zwei glänzende kleine Kernkörperchen enthalten; bei vielen Kernen sieht man die Theilung eingeleitet und einzelne Zellen besitzen zweifellos zwei Kerne, was auf starke Zellvermehrung schliessen lässt. In der ziemlich weiten Höhle des Embryos liegt ein glänzender Körper, der offenbar eine aus dem Verband gelöste und degenerirte Zelle ist, was die Deutung derselben glänzenden Körper bei den Embryonen von P. Edwardsii als zerfallende Zellen wahrscheinlich macht.

Die sehr breite Basis des Embryos wird von einer einfachen Lage von Zellen gebildet, deren Kerne sich wesentlich verschieden gegenüber denen des Embryos selbst verhalten; sie sind viel kleiner, schärfer contourirt, von viel festerer Structur und färben sich intensiv roth mit Picrocarmin; sie entsprechen den Basalzellen von P. Edwardsii. Auf der linken Seite des Embryos bemerkt man eine Vermehrung und Wucherung dieser Basalzellen; mit unregelmässigen pseudopodienartigen Fortsätzen wandern sie am Uterusepithel weiter und bilden die erste Anlage der Placenta. Mit ihnen stehen auch einige Kerne in Verbindung, welche in wenig Protoplasma eingebettet, den Embryo überziehen — die Anlage des Amnion; (im gezeichneten Schnitt liegt nur ein solcher auf der einen Seite des Embryos; andere finden sich auf den vorhergehenden und nachfolgenden Schnitten). Bei einem zweiten Embryo desselben Stadiums sind genau dieselben Verhältnisse zu beobachten mit dem einzigen Unterschied, dass die Gestalt des Embryos etwas mehr flachgedrückt ist.

Man sieht, dass trotz einiger Verschiedenheiten in der Structur des Uterusepithels, das hier aus distincten Zellen, dort aus einem Syncytium besteht, dennoch in der Bildung des Embryos und seiner Annexe völlige Uebereinstimmung herrscht; denn es wird wohl Niemand zweifeln, dass Basalzellen und Placenta bei P. torquatus ebenso entstehen, wie bei P. Edwardsii, obwohl sie bei jenem eine viel grössere Verschiedenheit von den Elementen ihrer Bildungsstätte haben, als bei letzterem. Die einzelnen Maasse für den beschriebenen Embryo von P. torquatus sind folgende: Höhe des Embryos 0,11 mm, Breite desselben an der Basis 0,133 mm, Dicke seiner Wandung 0,034 mm, Durchmesser der Embryonalkerne 0,02 $\times$ 0,012 mm, Durchmesser der Kerne der Basal- und Placentazellen 0,01 mm, Durchmesser der Kerne im Uterusepithel 0,016 mm.

Kehren wir wieder zu P. Edwardsii zurück, um die Veränderungen zu untersuchen, welche der Embryo selbst während der geschilderten Anlage der Placenta durchgemacht hat. So gering dieselben im Ganzen sind, so wichtig ist ihre Bedeutung. Wir verliessen in der Darstellung den Embryo als einschichtige, allseitig an der Basis durch die Basalzellen geschlossene Hohlkugel mit mehr oder weniger weiter Höhlung (Fig. 59 u. 61). In dem jetzt zu be-

trachtenden Stadium wird diese Höhlung durch eine Zellenwucherung gänzlich ausgefüllt und dadurch dasjenige eingeleitet, was man allgemein als Keimblätterbildung bezeichnet. Die Einwucherung geht aber nicht, wie man vielleicht a priori erwarten könnte, von den Rändern der früheren Oeffnung des Embryos aus, sondern gerade vom entgegengesetzten Pol, von der Mitte der frei in das Lumen der Bruthöhle sehenden Oberfläche. Fig. 62 zeigt uns den ersten Anfang der Einwucherung dadurch, dass die der Ansatzstelle gegenüberliegende Wand der Hohlkugel zweischichtig geworden ist; dort also findet durch rege Zellvermehrung ein Eindringen von embryonalen Elementen in der Gestalt eines soliden Pfropfes gegen die Höhlung des Embryos statt, ein Vorgang, welcher der Einstülpung zur Bildung einer Gastrula oder der Zelleinwucherung zur Herstellung einer Planula gleichwerthig ist.

Wenn irgend etwas, so kann also nur diese Stelle dem Blastoporus anderer Embryonen verglichen werden, weil von hier die Bildung der Primitivorgane des Embryos ausgeht; es hat sich freilich allmählich eine ziemliche Verwirrung eingeschlichen in den Dingen, die mit diesem Namen belegt werden, weil häufig genug ganz einfach die erste Oeffnung, welche am Embryo auftritt, Blastoporus genannt wird, unbekümmert darum, ob von ihr irgend welche Bildung ausgeht oder nicht. Auch ist die Bezeichnung Blastoporus im Laufe der Zeit durch die Entdeckung vieler Embryonalformen, die keine reine Gastrulation durchmachen, wo also gar keine Porus an der Blätterbildungsstätte vorhanden ist, wenig zutreffend geworden und es wäre darum ganz zweckmässig, eine allgemeinere, auf alle Fälle passende Bezeichnung einzuführen. In Folgendem werde ich die betreffende Stelle Einwucherungsstelle oder, da es doch einmal eingebürgert ist, auch Blastoporus nennen.

Beim ersten Auftreten der Einwucherung ist es noch völlig unmöglich, ein „vorn“ oder „hinten“ des Embryo festzustellen, ja man ist ohne Kenntniss der späteren Stadien auch ausser Stande, zu sagen, welches Rücken- und welches Bauchseite wird; behufs leichterer und klarerer Ausdrucksweise will ich indessen schon hier bemerken, dass die Ansatzstelle des Embryos der Rückenseite, die Einwucherungsstelle der Bauchfläche der späterer Stadien entspricht; die Einwucherungsstelle nimmt also im ersten Beginn den grössten Theil der Ventralseite ein. Die Vermehrung der Zellen daselbst

nimmt sehr schnell überhand, die einzelnen Elemente schieben und drängen sich zwischeneinander, wodurch bald eine mächtige Verdickung der ventralen Wand der Embryonalblase erzeugt wird. Da diese selbst unterdessen gewachsen ist und ihre Höhle sich vergrössert hat, so ist die Einwucherungsstelle mehr von den peripheren Theilen abgesetzt und der Zellenwulst springt weit in den Hohlraum des Embryos vor (Fig. 63), wodurch diese Höhlung im Quer- oder Längsschnitt halbmondförmig erscheint, im Ganzen schüsselförmig wird. Die citirte Fig. 63 könnte den Anschein erwecken, als bestünde die Einwucherung aus zwei symmetrischen Hälften: ich bemerke daher ausdrücklich, dass die übrigen Schnitte durch den betreffenden Embryo, sowie die durch andere Exemplare dieses Stadiums geführten keine derartige Anordnung erkennen lassen; es ist also wohl nur rein zufällig, dass in dem Medianschnitt, den ich bei jungen Stadien womöglich immer zur Darstellung gewählt habe, in der Mitte der Einwucherung sich eine kleine Aushöhlung befand. Indessen ist es auch nicht ganz unmöglich, dass die einwuchernden Zellen von Anfang an das Bestreben haben, sich der Wandung der Embryonalblase dichter anzulegen und in Folge dessen in ihrem Centrum weniger dicht angehäuft sind, wodurch das spätere Auftreten der Darmhöhle vorbereitet wird; in dieser Weise lassen sich auch eine Anzahl anderer Bilder von etwas weiter vorgeschrittenen Embryonen deuten, bei denen immer das Innere der Einwucherung gelockert erscheint.

Allmählich wird die ganze Höhlung des Embryos von der einwuchernden Zellenmasse ausgefüllt; aber immer kann man mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit die Grenze zwischen der ursprünglichen Wandung und der inneren Zellenmasse nachweisen mit Ausnahme der einzigen Stelle, von der die Zellenwucherung ausging, dem Blastoporus. Dort bleibt noch lange Zeit, trotz aller Veränderungen in der Gestalt des Embryos, selbst bis zur Ausbildung der vollen Segmentzahl die Verbindung des Ectoderms mit diesem undifferenzirten Zellencomplex, aus dem sich die inneren Keimschichten herausbilden, bestehen, und von dieser Stelle wird immer neues Zellenmaterial geliefert für den Aufbau der letzteren. Man kann die Einwucherungsstelle in dieser Beziehung recht wohl dem Primitivstreifen der Wirbelthierembryonen vergleichen, wo ja auch sämmtliche Keimblätter ohne Grenze miteinander vereinigt

sind, resp. auseinander sich differenziren, — oder auch dem fortwachsenden Hinterende vieler Anneliden.

Nur in seltenen Fällen wird der Embryo von den eingewucherten Zellen völlig ausgefüllt, so lange er die Gestalt einer direct dem Uterusepithel ansitzenden Kugel hat; unter allen meinen Präparaten besitze ich nur Schnittserien von zwei Embryonen, welche dieses Verhalten zeigen; von einem derselben ist der in Fig. 64 gezeichnete Schnitt entnommen, der aber die beschriebenen Einzelheiten nicht scharf erkennen lässt, da zur Demonstration der Placentaverhältnisse nicht der mediane Schnitt gewählt wurde. Meist ist der Embryo bereits in ein Stadium getreten, das ich als das „birnförmige“ bezeichnen will. Durch starke Vermehrung der Basalzellen wurde, wie schon beschrieben, die Placenta angelegt; ein anderer Theil derselben aber, und zwar die dem Embryo zunächst liegenden, wozu vielleicht noch einige später umgewandelte ächte Embryonalzellen kommen, erzeugen durch ihre Vermehrung ein Polster, das sich zwischen Placenta und Embryo ausdehnt und indem es einen breiten Stiel für den Embryo bildet, diesen mehr und mehr in den Innenraum der Bruthöhle hineinrückt; dieser Stiel, der Nabelstrang, ist anfangs solide und besteht aus gleichartigen Elementen, die ganz denen der Placenta gleichen und sich gegen den Embryo ebenso absetzen, wie dies früher die einzige Reihe der Basalzellen that (Fig. 65). (In dieser Figur ist die Placenta nicht gezeichnet, da die Schnittrichtung senkrecht zu ihrer Längsausdehnung liegt und sie daher in den vorhergehenden Schnitten getroffen ist.) Der Embryo, von dem der Schnitt stammt, ist mit Osmiumsäure conservirt; der Stiel oder Nabelstrang ist noch kurz und relativ dick und setzt sich scharf vom Embryo ab; die Kerne seiner Zellen sind kleiner als die des Embryos, obwohl sie bei der erwähnten Behandlung im übrigen denselben gleichen. Im Embryo selbst bemerken wir, dass die Kerne im Ectoderm nicht mehr einschichtig angeordnet sind, sondern sich theilweise zwischeneinander einkeilen, theilweise in zwei Schichten übereinander liegen; da scharfe Zellgrenzen bei Embryonen dieses Stadiums bei keinerlei Behandlung mehr deutlich wahrzunehmen sind, so bin ich ausser Stand, anzugeben, ob das Ectoderm von nun an wirklich mehrschichtig ist oder ob nicht doch die Zellen desselben die ganze Dicke durchsetzen und nur ihre Kerne in verschiedener Höhe liegen. Aus verschiedenen Beobachtungen

und mehreren Gründen halte ich das Letztere für das Wahrscheinlichste, doch scheint mir die Frage von keiner besonderen Wichtigkeit zu sein. Dagegen lässt sich mit grösster Schärfe, noch unterstützt durch sehr feine dunkle Körnchen, die Grenze zwischen Ectoderm und den vom freien Pol des Embryos einwuchernden Zellen feststellen, welche die ganze Embryonalhöhle ausfüllen. Auch hier kann man gegen den Stiel zu eine Lockerung der eingewanderten Zellkerne bemerken, welche wahrscheinlich der in Fig. 63 gezeichneten und oben besprochenen entspricht; gegen den Nabelstrang grenzt sich die innere Zellenmasse durch einen feinen Spalt ab.

Der Nabelstrang bleibt nicht lange so solid, wie er in der eben citirten Figur dargestellt ist. In einem anderen Embryo (Fig. 66), der auch in Bezug auf Placenta und Umbildung des Uterusepithels weiter vorgeschritten ist, sind die Zellen des Stiels auseinander gewichen; sie haben sich epithelartig angeordnet und umschliessen einen Spaltraum im Innern; die scharfe Abgrenzung des Nabelstrangs gegen den Embryo ist verschwunden, und seine Zellen setzen sich direct in das Ectoderm des Embryos fort. Die so entstandene Höhlung des Nabelstrangs würde nun als Fortsetzung der ursprünglichen Embryonalhöhle erscheinen, wenn diese nicht durch die eingewucherten Zellen ausgefüllt wäre. Letztere haben jetzt Raum gewonnen und dehnen sich in das Lumen des Nabelstrangs aus; hier lassen sie nun deutlich erkennen, dass auch sie im Begriff stehen, auseinanderzuweichen, um eine Höhlung zwischen sich zu bilden; sie legen sich nämlich bei ihrer Wanderung allseitig der Wand des Nabelstrangs an und ebenso den Parthieen des Embryos, die direct an denselben angrenzen; immer aber bleibt die scharfe Grenze gegen das Ectoderm bestehen. Im nächsten Stadium (Fig. 67) kommt es nun wirklich zur Bildung eines Hohlraumes innerhalb der eingewucherten Zellen, der definitiven Darmhöhle; mit deren Auftreten sind in der Grundlage die drei Keimblätter des Embryos gebildet, wenn auch noch nicht scharf voneinander gesondert.

Ehe wir die innere Ausbildung des Embryos weiter verfolgen, empfiehlt es sich, einen Blick auf seine äussere Gestaltung und die Verhältnisse seiner Ernährungsorgane zu werfen; denn wenn auch bisher die Grössenzunahme des Embryos eine ganz beträchtliche war, so steht dieselbe doch in keinem Verhältniss zu der nun in demselben Zeitraum folgenden, vorausgesetzt, dass man annehmen

darf, dass die in ein und demselben Uterusast vorhandenen Embryonen ungefähr um die nämlichen Zeitintervalle im Alter verschieden seien, eine Annahme, gegen die wohl kein Einwand erhoben werden kann. In Einklang mit der Grössenzunahme des Embryos und mit der Steigerung der Ernährungsansprüche desselben steht die mächtige Ausbildung der embryonalen Placenta und die derselben correspondirende Umbildung des Uterusepithels zu einer mütterlichen Placenta, die als einfache Verdickung desselben schon im vorhergehenden Stadium mitunter begann. Eine gute Vorstellung der hierbei stattfindenden Vorgänge gibt uns die bei geringer Vergrösserung gezeichnete Fig. 66. Der Stiel der im Ganzen birnförmigen Embryonalanlage setzt sich an seiner Basis an ein dickes Polster von zartem, körnchenfreiem Protoplasma an, dessen zahlreiche grosse, runde Kerne gleichfalls homogen sind und scharfcontourirte, glänzende Kernkörperchen enthalten. Deutlicher ist dies in Fig. 68 zu sehen, die bei stärkerer Vergrösserung einen etwas älteren Embryo im Medianschnitt darstellt. Viele Kerne zeigen das Bild der Theilung, oft nur durch den Besitz von zwei Kernkörperchen, manchmal aber durch die bekannte Biscuitform, und es beweist die Häufigkeit dieser Erscheinung die ungemein rege Zellvermehrung. In Folge der bei der Conservirung eingetretenen Contraction des Protoplasmas hat sich dasselbe meist um die Kerne angesammelt, wodurch vielfach Lücken in der Placenta entstehen, die wohl im Leben nicht vorhanden sein werden, man müsste denn annehmen, die Placentazellen seien amöboid, was immerhin möglich ist. Während auf günstig geführten Querschnitten des Uterus die Placenta auf der einen Seite des Embryos in kurzer Entfernung endet oder gar nicht ausgebildet ist, erstreckt sie sich auf der anderen Seite eine beträchtliche Strecke über die Innenfläche des Uterusepithels hin, wobei sie ganz allmählich an Dicke abnimmt. Je nach dem Alter des Embryos umspannt so die embryonale Placenta ein Drittheil bis etwa die Hälfte der Bruthöhle als mehr oder weniger breites Band, das im Allgemeinen auf Querschnitten des Uterus in seiner ganzen Länge getroffen wird. Am ganzen freien Rand der Placenta setzt sich die feine Protoplasmamembran des Amnion an, das mit seinen langen spindelförmigen Kernen, die bedeutend kleiner sind, als die der Placenta, die ganze übrige Bruthöhle austapezirt. In Fig. 66 ist es theils vom Uterusepithel abgehoben und auch nicht im Zusammen-

hang erhalten, was bei seiner geringen Dicke nur bei der vortrefflichsten Conservirung und Behandlung erreicht werden kann; fast ganz intact und ebenfalls zum grössten Theil abgehoben ist es in Fig. 68.

In dieser Abbildung ist auch die oben gemachte Bemerkung zu constatiren, dass das Amnion eine innige Verbindung mit dem Uterusepithel eingeht; denn einmal erscheint es da, wo es noch in Berührung mit demselben steht, nur als Saum des Syncytiums, andererseits hängen ihm an den losgelösten Stellen noch einige von den feinen Körnchen an, die für das Epithel des Brutraumes so characteristisch sind.

Dieses letztere besitzt in Fig. 66 im grössten Theil der Bruthöhle dieselbe Verdickung, wie sie schon in Fig. 64 zur Beobachtung kam; auch an der Ansatzstelle des Embryos ist keine Veränderung zu bemerken; dagegen ist es ganz bedeutend verdickt in derjenigen Region der embryonalen Placenta, in welcher dieselbe allmählich sich ausdünnt, und auch noch eine Strecke weiterhin, sodass die Verdickung des Uterusepithels den verstärkten Gürtel in der Wand der Bruthöhle noch über die embryonale Placenta hinaus fortsetzt bis zur Hälfte resp. (in älteren Stadien) über zwei Drittheile des Umfangs derselben. Diese Verdickung ist die mütterliche oder uterine Placenta; sie ist deutlich zu erkennen in Fig. 13, Taf. V, sowie in Fig. 17; im Querschnitt in Fig. 68.

Die verschmolzene Protoplasmamasse, welche in diesen Stadien das Uterusepithel ersetzt und die uterine Placenta bildet, ist völlig homogen und färbt sich ganz gleichmässig und sehr zart in Picrocarmin; anfangs enthält sie noch die mehrfach erwähnten braunen Pigmentkörnchen, die sich mehr und mehr an ihrem inneren Saume unter dem Amnion ansammeln, aber immer kleiner werden, bis sie nur noch als feine Punktirung der betreffenden Theile des Protoplasmas erscheinen (Fig. 68). Es darf also wohl die früher gemachte Bemerkung als richtig gelten, wonach diese Körnchen als condensirte Nahrungsstoffe zu betrachten wären, die allmählich bei der massigen Protoplasmabildung aufgezehrt werden, um fernerhin dem Embryo zur Vermehrung seiner Elemente und zum weiteren Wachsthum nutzbar gemacht zu werden.

Während der ungeheuren Vermehrung der Protoplasmamasse hat sich auch die Zahl der Kerne in derselben sehr vergrössert;

in den nicht zur Placenta ganz besonders verdickten Parthieen liegen sie als grosse längliche Körper in einfacher Reihe nebeneinander, in der Grösse oft sehr verschieden (Fig. 68); in der uterinen Placenta dagegen sind sie meist von kugeliger Gestalt und liegen in mehreren Schichten unregelmässig übereinander. Sie sind feinkörnig und enthalten wie die Kerne der embryonalen Placenta ein oder zwei stark lichtbrechende kleine Kernkörperchen. Der Eindruck, den das Uterusepithel dieser Stadien auf Schnitten macht, ist ein so eigenartiger, dass er kaum mit dem eines sonst bekannten Gewebes verglichen werden kann. Ein Bild von solcher Gleichförmigkeit und Zartheit in Structur und Tinction gibt höchstens das geronnene Weisse eines Vogeleies oder Blutplasma.

Den bisher geschilderten Verhältnissen bei Peripatus Edwardsii entsprechen im Allgemeinen die bei P. torquatus insofern, als wir auch hier die Bildung von Placenta und Nabelstrang, sowie die Umwandlung des deutlich zelligen Uterusepithels in ein gleichmässiges Syncytium beobachten. Es machen sich jedoch sowohl in anatomischer wie histologischer Hinsicht und auch in Bezug auf die Zeit der Umbildung einige Unterschiede bemerkbar, die hier nachgetragen werden sollen. Was zunächst die zeitlichen Differenzen betrifft, so finden wir bei P. torquatus, dass noch in einem Stadium, wo bei P. Edwardsii das ganze Uterusepithel bis auf einen dünnen Protoplasmasaum mit wenigen Kernen umgewandelt resp. resorbirt ist, das Epithel in fast unveränderter Stärke existirt, obwohl die einzelnen Zellen desselben nicht mehr ihre frühere regelmässige Gestalt besitzen, und ihre Kerne bedeutend an Grösse zugenommen haben (Fig. 70); es scheint demnach, da dieser Embryo gegenüber dem Ei um das vielfache gewachsen ist, bereits dem Uterus fest ansitzt und zahlreiche Basalzellen, den Anfang der embryonalen Placenta und Amnionzellen entwickelt hat, dass überhaupt bei dieser Species eine so völlige Resorption des Epithels der Bruthöhle gar nicht zu Stande kommt, wie bei P. Edwardsii. Betrachten wir uns, um die anatomischen Unterschiede kennen zu lernen, Fig. 7, welche eine Totalansicht des geöffneten Uterusabschnittes gibt, dem Fig. 70 entstammt; der Uterus ist der Länge nach auseinandergerissen, wobei das Uterusepithel im Bereich der Bruthöhle nicht mitgespalten wurde, sondern in toto in der einen Uterushälfte liegen blieb, wodurch der Einblick in den Brutraum selbst gehindert ist. Die Uterusanschwel-

lung ist im Verhältniss zu einer gleichalterigen von P. Edwardsii mehr in die Länge gestreckt, wodurch auch der Brutraum sehr lang ist, verglichen mit seinem Querdurchmesser. Das Uterusepithel der Bruthöhle ist fast vollständig abgehoben von den Bindegewebswandungen des Uterus, und auch an beiden Enden nicht mehr in Verbindung mit dem übrigen Uterusepithel, sondern stellt einen völlig geschlossenen Sack vor von spindelförmiger Gestalt mit ziemlich spitzen Enden. Derselbe ist nicht glatt, wie etwa Fig. 8 oder 13 von P. Edwardsii, sondern zeichnet sich aus durch mehrere (vier) breite etwas unregelmässige Ringwülste, die durch tiefe Ringfurchen voneinander getrennt sind. Während die Wülste bei auffallendem Lichte und schwacher Vergrösserung weiss und feinkörnig rauh erscheinen, sind die anderen Stellen durchscheinend und glatt; den Furchen entsprechen ebensoviele ringförmige scharfe Leisten der innersten bindegewebigen Uteruswand, welche bei fest anliegendem Epithel in normalem Zustand in die Ringfurchen eingreifen, alles Bildungen, die bei P. Edwardsii vollständig mangeln.

Bei Untersuchung auf Schnitten mit starken Vergrösserungen zeigt sich, dass die feinkörnige undurchsichtige und bei auffallendem Licht weisse Substanz, welche die äusserlich sichtbaren Wulste des Epithels überkleidet, aus einer Unmenge dicht gelagerter Büschel von feinen nadelförmigen Krystallen oder Krystalloiden besteht, die in dem Stadium von Fig. 7 resp. Fig. 70 der äusseren Seite der Epithelzellen der Bruthöhle aufgelagert und zum grossen Theil in dieselben eingebettet sind, also theilweise zwischen diesen und der bindegewebigen Uteruswand liegen. Eine kleinere Zahl bleibt bei der Trennung beider Gewebe auch an letzterer hängen. Die Krystallklumpen werden nach Behandlung mit absolutem Alkohol und Terpentinöl nicht durchsichtig, sondern erscheinen auch auf den dünnsten Schnitten oder isolirt bei durchfallendem Licht schwarz, bei auffallendem weiss und wachsartig glänzend; sie stellen kugelförmige Körper vor, die auf ihrer ganzen Oberfläche mit kleinen, verschieden langen Spitzen und Nadeln besetzt sind, die etwas weniger undurchscheinend sind, als die Hauptmasse. Der Durchmesser der fraglichen Körper ist ungefähr 0,018 mm (Fig. 71). Wenn in der Folge das Epithel der Bruthöhle zu der gemeinsamen Protoplasmamasse verschmilzt, werden diese Krystallbüschel sämmtlich in dieselbe aufgenommen; man findet dann auf Schnitten ganze Nester derselben in

das Syncytium eingebettet, andere aussen anhängend, und es scheint, da sie bei älteren Embryonen nach und nach verschwinden, dass sie dieselbe Rolle spielen, wie die kleinen braunen Pigmentkörnchen im Epithel des Brutraums bei P. Edwardsii, dass sie zur Ernährung des Embryos verbraucht werden. Ob sie vielleicht bei beiden Arten aus derselben chemischen Verbindung bestehen, bei P. Edwardsii nur sehr viel kleiner und durch unwesentliches Pigment gefärbt sind, kann ich nicht angeben. Jedenfalls ist, wenn auch ihr Schicksal identisch, ihre Form, ihre Grösse und der Ort ihres Auftretens verschieden.

Uebrigens sind diese Abweichungen bei beiden Arten Peripatus doch nur von untergeordneter Bedeutung und ich habe sie nur der Vollständigkeit wegen hier eingeschaltet; die Ausbildung des Embryos und seiner accessorischen Organe ist im Rahmen der bei verschiedenen Species zu erwartenden Variationen ganz gleichartig, was wir auch in der Folge noch öfter werden constatiren können.

Um von den verschiedenen Embryonalstadien neben den Durchschnittsbildern auch Totalansichten zu gewähren, wurden auf Taf. V eine Anzahl von Abbildungen zusammengestellt, welche bei schwacher Vergrösserung und auffallendem Licht gezeichnet sind, und, wie ich glaube, eine richtige Vorstellung der Uterusverhältnisse, sowie der Gestalt und Verbindungsweise des Embryos zu gestatten vermögen; wenigstens habe ich mir angelegen sein lassen, die Natur so getreu mir möglich war, zu copiren. Die Zeichnungen stellen Stückchen des Uterus dar, welcher der Länge nach gespalten wurde, sodass sein Lumen und die Bruthöhle geöffnet sind. Für die bisher abgehandelten Entwicklungsstadien kommen die Figg. 9, 10 u. 11, sowie Fig. 8 in Betracht, letztere die in frischem Zustande herauspräparirte Epithelauskleidung einer Bruthöhle mit jungem Embryo darstellend. (Fig. 10 ist nach einem Trockenpräparat nach Semper'scher Methode gezeichnet, das später geschnitten wurde und ganz vortreffliche histologische Bilder gab.) In keiner der Figuren ist die Placenta zu bemerken, die auch nur bei dem birnförmigen Embryo Fig. 11 angelegt war, jedoch auch hier nicht als besondere nach innen prominirende Verdickung sich geltend machte. Dagegen sind besonders in Fig. 9 u. 10 die Kerne des Uterusepithels recht deutlich, hier als kleine Höckerchen, dort als helle Stellen zwischen

den feinen Pigmentkörnchen des Protoplasmas. Fast überall sind die Spaltungen der Uteruswand in der Region der Bruthöhle deutlich ausgeprägt, sowie die Isolirung der letzteren vom übrigen Lumen des Uterus; häufig hat sich die äusserste Schicht des Uterus als dünne Membran weit abgehoben und besonders in den nächsten Stadien (z. B. Fig. 12) ist auch das ganze Epithel des Brutraums von seiner Unterlage losgelöst.

Was nun die nächsten Gestaltveränderungen des Embryos betrifft, so setzt sich der eigentliche Körper desselben von seinem Stiel, in welchen er bisher allmählich überging, schärfer ab und zwar unterschiedlich bald nach einer Seite hin, wodurch die ganze Bildung die Gestalt von Fig. 12, das Aussehen eines Pistolenschaftes annimmt, bald aber ringsum, sodass bei einiger allseitigen Verbreiterung des Embryos dieser seinem Stiel wie ein rundlicher Pilzhut aufsitzt, wesshalb man dieses Stadium das „pilzförmige“ nennen kann. Auch der „pistolenschaftförmige“ Embryo geht später durch Ausgleichung der einseitigen Ausdehnung in das pilzförmige Stadium über. Am schärfsten ausgesprochen ist letzteres bei P. torquatus, wo (Fig. 18a u. b) ein Gebilde wie ein Pilzhut mit stark concaver Seite dem langen, dünnen und gekrümmten Nabelstrang aufsitzt. Fig. 18a stellt den Embryo an einem Stückchen Uterusepithel ansitzend ziemlich genau im Profil dar, während Fig. 18b denselben Embryo, etwas schwächer vergrössert, mit durchschnittenem Nabelstrang von der concaven Seite wiedergibt. Die von P. Edwardsii stammenden Figg. 13 u. 14 entsprechen ihrer Gestalt nach diesem Stadium, sind aber viel weiter entwickelt; dagegen steht der ebenfalls etwas pilzförmige Embryo, dem Fig. 68 entstammt, auf annähernd dem gleichen Stadium wie Fig. 18. Der Embryo von Fig. 68 ist seiner Entwicklung nach jünger, als Fig. 12, woraus hervorgeht, dass durch kleine Wachsthumsverschiedenheiten bedeutende Modificationen im äusseren Aussehen auch in diesen Entwicklungsstufen erzeugt werden. Um daher durch eine kurze Bezeichnung in Folgendem ein bestimmtes Entwicklungsstadium präcisiren zu können, ist man genöthigt, von den Variationen in der Gestalt abzusehen und den Namen von der für das betreffende Stadium häufigsten Form zu wählen; ich bezeichne daher alle jüngeren Embryonen als Fig. 12 mit dem Ausdruck „birnförmiges“ Stadium (worunter dann auch Fig. 18 u. 68 fallen), die älteren, auch bei P. Edwardsii

ausgesprochen pilzförmigen mit bedeutend vorgeschrittener Ausbildung als „pilzförmige" Embryonen. War es unter Zuhilfenahme älterer Embryonen bei dem birnförmigen und früheren Stadien nur möglich, zu sagen, dass die Stielseite dem Rücken, die Einwucherungsstelle der Ventralfläche des späteren Embryos entspricht, so kann man schon bei Formen wie Fig. 12, mit grösster Sicherheit aber beim pilzförmigen Stadium auch das Kopf- und Schwanzende des Thieres bestimmen. Bei der Pistolenschaftform nämlich finden wir die Einwucherungsstelle durch einseitiges Wachsthum so verschoben, dass sie nun nicht mehr in der Achse des Stieles, sondern am stumpfen Ende des Schaftes liegt. (Man vergleiche hierzu die Schemata Fig. 80 u. 81); dass sich hier nicht einfach der Embryo auf seinem Stiel gesenkt oder umgeknickt hat, sondern diese Form durch Wachsthumsvorgänge annahm, erhellt genügend aus den im Innern vorgegangenen Veränderungen, besonders in der Gestalt der Darmhöhle; der Embryo ist nun bilateral symmetrisch geworden und sein Hinterende wird durch die Einwucherungsstelle bezeichnet, die unmittelbar davor auf der Ventralseite liegt. Es hat also zunächst die Anlage der später vom Nabelstrang aus nach hinten liegenden Körpertheile begonnen, während die vorderen Parthieen in der Region zu sehen sind, die jetzt in der Verlängerung des Stieles liegt; bei der folgenden Streckung des Körpers entsteht nun der ganze Rumpftheil durch Verlängerung der Zone, welche zwischen Nabelstrang und Einwucherungsstelle liegt, während letztere ihre Entfernung vom wirklichen Hinterende fast unverändert beibehält.

Hat sich durch Wachsthum des Kopftheils des Embryos (cfr. Fig. 81) dieser letztere allseitig vom Nabelstrang abgesetzt, so ist seine Orientirung noch viel leichter; der Pilzhut ist von der Ventralseite gesehen nicht rund, sondern oval (Fig. 15) mit einem spitzeren und einem stumpfen Ende (vgl. auch Fig. 83). Vor letzterem, dem Hinterende, bemerkt man eine seichte Einsenkung, die Einwucherungsstelle (oder den Blastoporus Fig. 15, *w*), die nach vorn und den Seiten hin von einem flachen Walle umzogen ist. Von diesem Stadium an kann man zum Studium der feineren Organisation und der Entwicklungsvorgänge innerhalb des Embryos diesen mit Genauigkeit in Querschnitte zerlegen, da die bilaterale Symmetrie jetzt vollkommen deutlich ausgesprochen ist, die man im birn-

förmigen Stadium höchstens, aber durchaus nicht mit Sicherheit, durch eine leichte Krümmung des Nabelstranges angedeutet fand (cfr. Fig. 11). Für Medianschnitte war es gleichgültig, in welcher Ebene dieselben geführt wurden, wenn sie nur in der durch Stiel und Einwucherungsstelle gelegten Achse lagen.

Wir verliessen den birnförmigen Embryo in dem Stadium, wo durch die Zelleneinwucherung von dem antiplacentalen Pol die ganze frühere Höhle mit Zellen ausgefüllt ist, die nur in der Nähe der Einwucherungsstelle etwas dichter gelagert sind, als gegen den Nabelstrang zu (Fig. 66). Das nächstfolgende Stadium, repräsentirt durch den Medianschnitt Fig. 67 (bei stärkerer Vergrösserung dargestellt), gleicht äusserlich dem vorhergehenden ganz genau. Im Innern dagegen ist in der Zelleneinwucherung, und zwar in deren weniger dichtem Theil gegen den Stiel zu, eine Höhle aufgetreten, wodurch die eingewucherten Zellen in einschichtiger Lage an der Wand des Embryos und des Stieles angeordnet werden, während sie an der Einwucherungsstelle selbst eine vielschichtige Ansammlung bilden. Diese Höhle ist die definitive Darmhöhle, welche sich zunächst in den Stiel hinein erstreckt bis zur Placenta, was besonders in der Fig. 68 sehr deutlich ist, die einem nur wenig weiter entwickelten Embryo entstammt, dessen hauptsächlichster Unterschied in der schärfer ausgesprochenen Abgrenzung von Embryo und Stiel besteht. Während jedoch die zellige Auskleidung der Darmhöhle im eigentlichen Embryo vollkommen continuirlich ist, liegen in der Höhle des Stiels nur wenige aus der Einwucherung stammende Zellen und diese scheinen durch pseudopodienartige Ausläufer miteinander in Verbindung zu stehen und also keine epithelartige Anordnung zu besitzen. Je mehr die Abgrenzung des Embryos vom Nabelstrang an Schärfe gewinnt, um so mehr ziehen sich diese Zellen aus letzterem wieder zurück und die Darmhöhle schliesst sich gegen das Lumen desselben ab. In Folge dessen ist der Nabelstrang später ein enges Zellenrohr, dessen Wandungen nur mit dem Ectoderm des Embryos in continuirlichem Zusammenhang stehen (Figg. 85, 76, 75, cfr. auch das Schema Fig. 82).

Sobald die Darmhöhle aufgetreten ist, sind wir berechtigt, die zellige Umgrenzung derselben als Entoderm zu bezeichnen, und überall da, wo nur eine einzige Zellenlage vorhanden ist, wie an den Seiten des Embryos, sind wir nicht im Zweifel, was wir so zu

nennen haben. An der Einwucherungsstelle jedoch hat sich noch keine Zellschicht als innerste scharf gesondert und es steht also hier das Entoderm durch eine grössere Zellengruppe in directer Verbindung mit dem Ectoderm, dessen Elemente jene erzeugt haben und noch lange Zeit hindurch fort und fort erzeugen. An der Einwucherungsstelle, dem Blastoporus, bleibt diese Indifferenz der Keimblätter so lange bestehen, als überhaupt die Bildung neuer Elemente der inneren Blätter vom Ectoderm her stattfindet; immerhin können wir auch an dieser Stelle die innerste Zellenlage trotz ihrer mangelnden Abgrenzung nach Aussen hin als Entoderm, die zwischen ihr und dem Ectoderm liegende Zellenmasse als Mesoderm bezeichnen, wobei wir die Dicke des Ectoderms nach den benachbarten Parthieen desselben, wo es vom Entoderm deutlich abgegrenzt ist, bestimmen mögen. Da, wo man, wie in Fig. 67 und späteren Figuren, zwischen Ectoderm einerseits und den inneren Keimblättern andererseits kleine oder grössere Spalträume findet, müssen dieselben immer als künstliche betrachtet werden, die in Folge der Conservirung manchmal entstanden sind, und z. Th. bedeutende Dimensionen annehmen; das Mesoderm und, wo dieses noch nicht zur Ausbildung gekommen ist, das Entoderm liegen im normalen Zustand dem Ectoderm dicht an, wie aus vielen Präparaten hervorgeht, und die auftretenden Spalträume beweisen nur, dass mit Ausnahme des Blastoporus keine feste Verbindung der Keimblätter besteht.

Die vom Ectoderm eingewucherten Zellen des Meso- und Entoderms sind anfangs nur wenig von denen ihrer Ursprungsstätte verschieden; Zellgrenzen lassen sich in den vorliegenden und nächstfolgenden Stadien niemals nachweisen, und die Kerne nehmen nur in Folge des geringeren Druckes von Seiten der Nachbarschaft eine mehr rundliche Gestalt an; z. Th. färben sie sich weniger stark, wie in Fig. 67, was indessen kein constanter Unterschied ist. Sobald aber durch stärkeres Wachsthum des Embryos die Einwucherungsstelle relativ kleiner und mehr localisirt wird, und die älteren Theile der inneren Blätter mehr von ihrer Bildungsstätte entfernt sind, nehmen die Entodermelemente resp. deren Kerne eine characteristische Gestalt an: sie werden platt und spindelförmig, da sich das Entoderm zu einer ganz dünnen Auskleidung der Darmhöhle ausbildet, die man beim Vorhandensein deutlicher Zellgrenzen als Plattenepithel bezeichnen würde. Andeutungen zu dieser Diffe-

renzirung zeigt bereits Fig. 68 deutlich; vollkommen erreicht ist sie in Figg. 74, 75, 85 u. a.

Von Peripatus torquatus besitze ich nur einen einzigen Embryo, der seiner Entwicklung nach zu den eben abgehandelten Stadien gehört; es ist der in Fig. 18 abgebildete und bereits S. 148 erwähnte. Fig. 72 stellt den mittleren Schnitt der durch denselben gelegten Serie dar. Man erkennt an letzterem sofort, dass trotz der abweichenden äusseren Gestalt der Embryo doch dem birnförmigen Stadium von P. Edwardsii entspricht, wie es in Fig. 67 dargestellt ist. Die grösste Verschiedenheit von diesem liegt darin, dass die Hauptmasse der eingewucherten Zellen sich bereits in deutliches Entoderm ausgebildet hat und die als Mesoderm zu bezeichnenden Zellen, die das Ectoderm mit dem Entoderm verbinden, nur äusserst wenige sind. Letzteres hat sich vom Ectoderm abgehoben und ist durch einen weiten Raum von ihm getrennt; dass es aber im normalen Zustand demselben fest anlag, beweisen einige feine, stark lichtbrechende Körnchen in der rechten Hälfte des Schnittes, von denen ein Theil der Innenseite des Ectoderms, ein anderer der Aussenfläche des Entoderms anhängt, die offenbar früher eine einzige Reihe auf der Grenze beider Keimblätter bildeten. Durch das Zurückziehen der Entodermzellen wurden die „intermediären" Zellen an der Einwucherungsstelle zu einem längeren Verbindungsstrang ausgezogen; denkt man sich das Entoderm fest dem Ectoderm anliegend, so entsteht ein Bild, das von dem in Fig. 67 oder 68 nicht sehr verschieden ist. Immerhin ist der Blastoporus bei diesem Embryo auffallend kleiner als bei dem entsprechenden Stadium von P. Edwardsii. Was das Verhalten des Entoderms zu dem sehr langen und dünnen Nabelstrang anlangt, so zeigt ein Blick auf die beiden entsprechenden Figuren die völlige Uebereinstimmung zwischen denselben; auch hier ist das Lumen desselben ausgekleidet von wenigen, wie es scheint, durch pseudopodienartige Anastomosen miteinander in Verbindung stehenden Zellen des Entoderms, die sich später daraus zurückziehen.

Die Uebereinstimmung ist also auch in diesem Stadium, abgesehen von Unterschieden in der äusseren Gestalt der Embryonen, in der Grösse der Zellen resp. Kerne, eine so vollständige, wie man sie zwischen zwei Arten derselben Gattung nur zu finden hoffen kann.

Ziemlich dieselben Verhältnisse, wie die von den birnför-

migen Embryonen geschilderten, begegnen uns im nächsten Stadium, das die Gestalt eines Pistolenschaftes hat; die Unterschiede bestehen fast nur in einer Verlagerung der Theile, bedingt durch ungleichmässiges Wachsthum, wodurch die Einwucherungsstelle aus der durch den Nabelstrang gelegten Achse des Embryos nach einem Ende desselben, und zwar gegen das Hinterende hin verschoben wird. Leider sind die Schnitte, die ich durch den einzigen frei präparirten Embryo dieses Stadiums in der Längsrichtung legte, nicht genau senkrecht gefallen, sodass in dem in Fig. 69 reproducirten Schnitt wohl der Blastoporus, aber nicht die Ansatzstelle des Nabelstrangs in ganzer Ausdehnung getroffen wurde — letzterer ist nur tangirt. Alle übrigen Embryonen auf dieser Stufe der Ausbildung wurden im Uterus geschnitten und da die Längenausdehnung des Embryos im Sinne der Längsachse des Uterus stattfindet, so wurden nur Querschnitte erhalten, die zwar sehr instructiv sind, von denen man aber eine ganze Serie abbilden müsste, um eine Vorstellung des Ganzen zu gewähren.

In Fig. 69 ist die gegen das Hinterende verschobene Einwucherungsstelle in voller Ausdehnung getroffen und zeigt eine gute Entwicklung; neu ist eine derselben entsprechende Einsenkung des Ectoderms, die später immer deutlicher wird und so lange bestehen bleibt, als die Einwucherung neuen Zellenmaterials zur Bildung der inneren Keimschichten andauert. Vielleicht entsteht dieselbe auf rein mechanischem Wege durch den Zug, welcher durch das Meso- und Entoderm an ihrer Vereinigungsstelle mit dem Ectoderm auf letzteres bei dem Längenwachsthum des Embryos ausgeübt wird. Wie schon erwähnt, findet die folgende Verlängerung des Embryos fast allein durch Wachsthum der zwischen Stiel und Blastoporus liegenden Körperzone statt; auch das hinter dem Blastoporus liegende letzte Ende vergrössert sich noch ein wenig, sodass die Einwucherungsstelle nicht das Körperende bezeichnet. Ja, es findet sich schon in Fig. 69 hinter derselben eine Ausstülpung der Darmhöhle, woraus sich ergibt, dass man auf Querschnitten auch hinter dem Blastoporus und hinter dem später auftretenden After noch eine Fortsetzung der Darmhöhle antreffen kann. Eine sehr reichliche Zellvermehrung besonders vor dem Blastoporus, wodurch dessen Verschiebung nach hinten hauptsächlich bedingt wird, scheint ihren Ausdruck zu finden in den zahlreichen, kleinen, runden Kernen,

die sich stark färben, und deren jedesmal zwei beisammenliegen (wenn auch nicht in demselben Schnitt getroffen); es sind wohl solche Kerne, die behufs der Zelltheilung ihre bekannten Umwandlungen durchmachen, und noch nicht zu ihrer normalen Ruhegestalt zurückgekehrt sind. Das Entoderm ist noch ganz auf seinem früheren Stadium und erstreckt sich noch in den Stiel hinein, was in dem gezeichneten Schnitt allerdings nicht zu sehen ist.

Die durch das ungleichmässige Wachsthum einzelner Regionen des Embryos hervorgerufenen Gestalts- und Lagerungsverhältnisse werden vielleicht am besten illustrirt durch einige schematische Zeichnungen, welche mediane Sagittalschnitte durch mehrere Stadien darstellen, gewonnen durch genaue Combination von Querschnittserien, wobei die relativen Grössen von Fig. 11, 12 u. 14 zu Grunde gelegt sind. Vgl. die Fig. 78 bis 82 und deren Erklärung in der Tafelerklärung.

Verfolgen wir nun die innere Ausbildung des in Fig. 14 u. 15 abgebildeten Embryos an Querschnitten, so empfiehlt es sich, von derjenigen Stelle auszugehen, die uns ein schon bekanntes Bild liefert; es ist dies der Blastoporus. Ein Schnitt, durch diese Region gelegt (Fig. 74, Taf. X), zeigt uns die der Einwucherungsstelle entsprechende Einsenkung des Ectoderms, deren seitlicher Wall auf einer Seite höher ist als auf der andern, (vielleicht sind die $^{1}/_{200}$ mm dicken Querschnitte ein wenig schräg zur Längsachse gefallen). Das Ectoderm steht hier durch einen starken Zellenwulst in Zusammenhang mit dem Entoderm, das an allen übrigen Stellen als dünne Lamelle mit spärlichen Kernen deutlich ausgebildet, und vom Ectoderm etwas abgelöst ist; an der Einwucherungsstelle aber gehen seine Elemente so continuirlich in diejenigen der indifferenten Zellenmasse über, dass man nur mit einigem Zwang eine Sonderung erblicken kann. Die Einwucherungsstelle selbst, obwohl sie ihre frühere Ausdehnung beibehalten hat, nimmt in Folge des Wachsthums des Embryos nur noch einen kleinen Theil der Ventralseite des Querschnitts ein.

Sobald man in der Querschnittserie von hinten nach vorn über den Blastoporus hinaus gelangt ist, ändert sich das Bild sofort (Fig. 75 von demselben Embryo am Hinterrande des Nabelstrangansatzes). Die Verbindung der inneren Keimblätter mit dem Ectoderm hat völlig aufgehört, und letzteres ist ringsum scharf gesondert.

Aber auch das Entoderm lässt sich in seiner characteristischen Gestalt als schmaler Protoplasmasaum mit meist flachen, spindelförmigen Kernen überall, auch im ventralen Theil deutlich erkennen, obwohl dort sein Zusammenhang mit den Elementen des Mesoderms inniger zu sein scheint, als in den übrigen Theilen mit dem Ectoderm. Gegen das Lumen des Nabelstrangs hat sich die Darmhöhle dadurch abgeschlossen, dass die Entodermzellen, welche früher denselben auskleideten, sich aus ihm zurückgezogen haben und mit den übrigen zur Herstellung eines allseitig geschlossenen Sackes in innige Verbindung getreten sind. Das Mesoderm endlich tritt uns hier zum ersten Mal als völlig selbständige Zellschicht entgegen und nimmt mit zwei symmetrischen Verdickungen die ganze Ventralfläche zwischen Ectoderm und Entoderm ein, wobei es in der Mittellinie noch durch eine schmale Brücke verbunden ist. Es erreicht für dieses Stadium in der Gegend des gezeichneten Schnittes seine mächtigste Entwicklung und nimmt weiter nach vorn hin an Masse ab. Die beiden symmetrischen Hälften sind ganz solid und stehen nach hinten mit der unpaaren Einwucherungsstelle in Verbindung, der sie ihre Entstehung verdanken. Construirt man sich ein Uebersichtsbild von der Gestalt der Mesodermanlage dieses Stadiums, so zeigt sich also, dass von der indifferenten Zelleneinwucherung aus eine Lage von Zellen sich zwischen wohlgesondertem Ectoderm und Entoderm an der Ventralfläche des Embryos nach vorne schiebt, dabei an Breite zunimmt und zwei symmetrische Verdickungen bildet; im hinteren und mittleren Theil des Embryos stehen diese Mesodermwülste noch durch eine dünne Zellschicht in der ventralen Mittellinie in Verbindung; nach vorn hört dieselbe auf, wie wir gleich sehen werden, und die Mesodermhälften streichen getrennt bis zum Vorderende des Embryos, wo sie stumpf enden.

Die Aehnlichkeit dieser Bildung mit der Entstehung des Mesoderms vom Primitivstreifen aus bei Vertebraten liegt auf der Hand und kann zur Verständlichmachung beispielsweise herangezogen werden. Es dürfte fast überflüssig sein, zu bemerken, dass diese Entfaltung des Mesoderms nur stattfinden kann, wenn die Mesodermelemente nach ihrer Isolirung von der Einwucherungsstelle sich selbst stark vermehren und dass trotz des langen Bestandes des Blastoporus nicht alle Zellen des Mesoderms direct vom Ectoderm einwuchern.

Gehen wir noch einige Schnitte weiter nach vorn (Fig. 76, vorderer Rand des Nabelstrangs), so finden wir die beiden Mesodermstreifen bereits voneinander isolirt und in jedem den Anfang einer Höhlung; damit ist der Beginn der Segmentirung des Embryos eingeleitet und wir können die auftretenden Mesodermhöhlen als Segmenthöhlen bezeichnen. Sie entstehen dadurch, dass die Elemente der Mesodermstreifen auseinander weichen, und sich epithelartig, einschichtig um den sich bildenden Hohlraum anordnen, wobei sich die innere Wand der Segmenthöhle dem Entoderm, die äussere dem Ectoderm anlegt, sodass man leicht von einem Hautfaserblatt und Darmfaserblatt sprechen könnte. Mit dem Wachsthum des Embryos treten von vorn nach hinten in der Mesodermanlage jederseits eine Reihe solcher Segmenthöhlen isolirt voneinander auf, die in ihrem Entstehen und ihrem Aussehen an keine andere Bildung mehr als an die sogen. Urwirbel und Urwirbelhöhlen der Wirbelthiere erinnern; wir werden sie später genauer zu würdigen haben. Während also die Entstehung des Mesoderms von hinten nach vorn fortschreitet, tritt die Differenzirung innerhalb desselben, hier die Segmentirung, von vorn nach hinten auf; letzteres Verhalten ist für alle segmentirten Thiere gültig und daher das vorderste Segment das älteste, sofern nicht getrennte Kopf- und Rumpfkeime vorkommen, deren Segmentirung unabhängig voneinander in derselben Weise auftritt.

In dem vorliegenden Stadium beginnt auch die Bildung einer Mundöffnung, die aber weder in diesem noch in dem nächstfolgenden zur vollen Entwicklung kommt. Auf dem in Fig. 76 abgebildeten Schnitt bemerkt man eine Einwucherung vom Ectoderm her, die sich zwischen die beiden Mesodermstreifen eindrängt, und gleich von vornherein das Aussehen hat, als wollte sich von aussen nach innen ein Lumen durch Einstülpung in ihr bilden; besonders auf der rechten Seite ist die Einfaltung des Ectoderms recht deutlich. Indessen liegen sowohl die Lippen dieser Einfaltung als auch die Zellen in der Tiefe des Ectoderms fest aneinander und nur die Richtung der Zellen, resp. ihrer Kerne lässt etwas von dem später folgenden Lumen vermuthen. Die Einwucherung strebt von hinten und aussen nach vorn und innen und öffnet sich einige Schnitte weiter nach vorn deutlich in die Darmhöhle, indem die Zellen des Entoderms mit denen des Ectoderms sich vereinigen (Fig. 77). Dem

Aussehen der Kerne und der deutlichen Zellen nach zu schliessen, stammt der ganze innere Theil der Mundbildung, soweit diese jetzt schon ein Lumen besitzt, vom Darmepithel her, das mit einer trichterförmigen Ausstülpung der noch soliden Ectodermeinwucherung entgegenkommt.

Das Mesoderm ist auf diesem Schnitt noch in seinem vordersten stumpf abgerundeten Ende tangirt, was, wie gewöhnlich bei Tangentialschnitten, ein etwas unklares Bild erzeugt; ein solches kann leicht bei weniger genauer Verfolgung der Vorgänge und beim Studium vereinzelter Embryonalstadien Veranlassung geben, hier eine Bildung des Mesoderms von den Rändern der Mundöffnung her zu sehen, oder gar ein Entstehen der Mesodermhöhlen durch Ausstülpung vom Darm zu demonstriren. Ich betone daher ausdrücklich, dass die Ausbildung des Mesoderms und auch der ersten (vordersten) Segmenthöhle ganz unabhängig von der Mundöffnung vor sich geht, dass diese letztere nur eine secundäre Vereinigung von Ectoderm und Entoderm zwischen den schon vorhandenen Mesodermhälften hindurch ist, was genau auch von der Afterbildung gilt, die später auftritt. In dem Schema Fig. 82 ist das Verhalten der Mundöffnung auf dem Längsschnitt dargestellt.

Mit diesem Stadium ist die Ausbildung und Selbständigkeit der drei Keimschichten im grössten Theil des Embryonalkörpers perfect geworden, und nur der Blastoporus steht auf der früheren indifferenten Stufe.

2. Ausbildung der Körperform und Segmentirung.

Die nächsten, direct an das pilzförmige Stadium sich anschliessenden Embryonen, die in Folgendem geschildert werden, stammen alle von Peripatus Edwardsii und kamen, wie alle späteren Stadien, in grosser Zahl zur Untersuchung, sodass von nun an kein Punkt irgendwie zweifelhaft blieb; auch war es möglich, diese Embryonen frisch aus dem Uterus herauszupräpariren und isolirt zu conserviren, wodurch bei ihrer deutlich ausgeprägten Gestalt die Orientirung der Schnittrichtung bedeutend erleichtert wurde. Die Schwankungen und Differenzen in der inneren Ausbildung gleich aussehender Embryonen haben ihr Ende erreicht oder sie sind bei der Grösse der Embryonen weniger auffallend. Dabei kommt ein höchst merkwürdiger Umstand

der Untersuchung in mancher Richtung zu statten: die histologische und anatomische Differenzirung des Embryos bleibt von dem nächsten Stadium an, wie es beispielsweise Fig. 16 oder 17 darstellt, fast vollkommen unverändert bis zu Embryonen von bedeutender Grösse mit 12 bis 15 äusserlich deutlichen Segmenten und mit der vollen Zahl innerer Segmente, wie sie dem geburtsreifen Thier zukommt, sodass es beinahe ganz gleichgültig ist, ob man einen guten Schnitt durch einen Embryo, wie er in Fig. 17 oder wie er in Fig. 27 dargestellt ist, von entsprechender Stelle abbildet. Die sämmtlichen nächsten Vorgänge concentriren sich auf das allgemeine Grössenwachsthum, die Differenzirung des Mesoderms und die Ausbildung der inneren und äusseren Gliederung; es treten keine Organe in irgend einem Keimblatt auf, und die einzigen vorhandenen Organe, die eine geringe Aus- und Umbildung erfahren, ist der Mund und der After. Ich nannte dieses Verhalten ein höchst merkwürdiges, und ich glaube, darin in Uebereinstimmung mit allen Embryologen zu sein, welche sich mit der Entwicklung gegliederter Thiere beschäftigt haben. Denn überall — bei Anneliden, Arthropoden, und selbst Wirbelthieren — tritt entweder vor oder zugleich mit der entstehenden Gliederung des Körpers das Nervensystem, die Anlage der Muskulatur, die Excretionsorgane in gegliederter Form auf und die Segmentirung dieser Organe bedingt gerade die Gliederung des Körpers; die Ausbildung der Keimblätter geht Hand in Hand mit deren Differenzirung in Organe. Hier dagegen haben wir ausser den Segmenthöhlen keine Spur einer Differenzirung innerhalb der Keimschichten, bis der Embryonalkörper seine volle Segmentzahl und eine Länge von fast 2 mm, also die fünfzigfache Länge des Eies erlangt hat, und schon deutlich die Peripatusgestalt erkennen lässt. Wahrscheinlich hängt auch diese Absonderlichkeit in der Entwicklung mit den denkbar günstigsten Ernährungsverhältnissen im Uterus zusammen, wodurch zunächst das allgemeine Grössenwachsthum in ungewöhnlichem Maasse gefördert wird, und erst spät die einzelnen Organensysteme des definitiven Thieres, dann aber fast gleichzeitig im ganzen Körper, auftreten und zwar gleich nach dem Zeitpunkt, wo in Folge der Ablösung des Embryos vom Nabelstrang dessen freies Leben im Uterus beginnt.

Von den Embryonen, die wir zunächst zu betrachten haben, sind zwei fast gleichalterige in Fig. 16 u. 17 in ihrer normalen

Lage im Uterus abgebildet; die Bruthöhle ist dem Wachsthum des Embryos entsprechend grösser, besonders länger geworden, zeigt aber im übrigen dieselben Verhältnisse, wie im vorhergehenden Stadium; nur hat sich das umgebildete Uterusepithel noch auffallender verdickt, und besonders ist die Zone der uterinen Placenta als verdickter, an einer Stelle durch weniger verdicktes Epithel ersetzter Ring an beiden Figuren deutlich zu erkennen. In welch enormer Weise die Placentarverdickung des Uterusepithels zugenommen hat, ergibt sich aus einer Vergleichung der Figuren 68 und 73, welch letztere, von Fig. 17 stammend, bei viel schwächerer Vergrösserung gezeichnet ist. Nicht nur die Protoplasmamasse hat um das Mehrfache, besonders an der dem Nabelstrang und der embryonalen Placenta gegenüberliegenden Seite (bis zur Dicke von 0,151 mm) zugenommen, auch die Zahl der eingebetteten Kerne ist beträchtlich vermehrt worden, und man macht die Beobachtung, dass die Kerne im Allgemeinen um so kleiner sind, je mehr die Region, in der sie liegen, verdickt ist. Die embryonale Placenta, von der in Fig. 73 noch ein Stückchen zu sehen ist, und das Amnion haben keine merklichen Veränderungen durchgemacht.

Die Embryonen selbst haben sich nun in die Länge gestreckt, und man kann jetzt ohne Weiteres in der Seitenlage das dickere und rundlich angeschwollene Vorderende von dem spitzeren Hinterende unterscheiden; dabei fällt sofort in die Augen, dass vom Nabelstrang an, diesen als fixen Punkt gerechnet, die hintere Abtheilung des Embryos ungleich stärkeres Wachsthum zeigt, als das Vorderende; dieses bis zur Ausbildung der definitiven Gestalt gleichbleibende Verhältniss basirt ohne Zweifel grösstentheils auf der ununterbrochenen und regen Zellvermehrung und Keimblätterdifferenzirung an dem Blastoporus, der jetzt beinahe mit dem hinteren Körperende identisch ist; es existirt also hier das für die meisten Anneliden, wenn nicht andauernd, so doch lange Zeit ihres Lebens characteristische „fortwachsende Hinterende“, nur mit der Einschränkung, dass die Art und Weise, sowie die Ursache des Wachsens in manchen Punkten verschieden sind. Selbstverständlich findet auch überall im Embryo in allen seinen Theilen ein, ich möchte sagen, interstitielles Wachsthum statt, ohne welches die Zunahme des Vorderendes, sowie die Ausdehnung in Breite und Dicke ja nicht zu erklären wäre.

Bei der Betrachtung der Embryonen etwas schräg von der Seite bemerkt man längs des Rückens eine flache Furche, die sich ebenso auch auf der Bauchseite findet und anzeigt, dass die Seitentheile des Embryos, wohl in Folge der Mesodermentwicklung und der in demselben auftretenden Höhlenbildungen, sowie durch Verlagerung der Mesodermstreifen in die Seitentheile, im Wachsthum gegenüber den dorsalen und ventralen Mitteltheilen überwiegen; die Furche ist zunächst noch sehr flach und wird so deutlich wie in den Zeichnungen nur bei der scharfen einseitigen Beleuchtung, die bei Anwendung von auffallendem Licht unter dem Microskop immer vorhanden ist. Ferner bemerkt man an den erwähnten Embryonen an dem verdickten Vorderende einige quere, sehr schwach ausgeprägte Einkerbungen, die ersten Andeutungen von äusserer Segmentation. Durch die vordere (besonders in Fig. 17 deutliche) Furche grenzt sich das Kopfsegment[21]) von dem übrigen Embryonalkörper ab; die zweite Einsenkung bezeichnet noch keine Segmentgrenze, sondern ist nur der Ausdruck einer allgemeinen Verschmälerung des Körpers, was deutlicher wird aus den Figg. 19—23, welche frei präparirte Embryonen dieses Stadiums darstellen. Fig. 19 bis 22 ist ein und derselbe Embryo in verschiedenen Stellungen gezeichnet, Fig. 23 ist der Embryo von Fig. 16, isolirt von der Rückenseite gesehen, nachdem er gefärbt und mit Terpentinöl durchsichtig gemacht war. Vergleichen wir diese Embryonen mit dem in Fig. 15 dargestellten, so werden wir die Unterschiede recht bedeutend finden; das früher ganzrandige, etwas schmälere Vorderende hat sich verbreitert und ist durch eine vordere mediane Einkerbung, welche sich sowohl in die dorsale wie ventrale Furche fortsetzt, seicht ausgebuchtet, wodurch das Kopfsegment deutlich aus zwei symmetrischen rundlichen Anschwellungen zusammengesetzt erscheint. Von der Ventralseite gesehen setzt sich dasselbe auch deutlich gegen den übrigen Körper ab; dieser zeigt gleich hinter dem Kopfsegment eine stumpfe Verbreiterung, um sich dann mehr oder weniger stark (cfr. Fig. 22 u. 23) zu verschmälern; gegen das Hinterende zu dagegen weitet sich der Körper wieder aus und rundet sich stumpf ab. Schräg von der Ventralseite gesehen, bemerkt man (Fig. 21) deutlich

---

[21]) Ich gebrauche den Ausdruck „Kopfsegment" mit Ausschluss jeder Consequenz für das vorderste Körpersegment, indem besondere Entwicklungen sich geltend machen.

den Blastoporus als schwach eingesenkte Stelle, die hinten rund, vorn dagegen spitz ausläuft gegen den sie umziehenden Wall hin; in Fig. 23 erscheint der Blastoporus als hellere Stelle (*w*).

Völlig neu ist das Vorhandensein eines Afters, der als feiner Längsspalt unmittelbar vor der Einwucherungsstelle, auf dem dieselbe umziehenden Walle bemerkbar ist. Nothdürftig zu erkennen ist auch eine Andeutung einer schwachen Einsenkung an der Grenze zwischen Kopfsegment und Rumpf, die Stelle, wo die Mundbildung so ziemlich auf der Stufe, wie im vorhergehenden Stadium zu finden ist. Grosse Unterschiede gegenüber dem jüngeren Stadium machen sich aber erst bemerkbar, wenn die Embryonen durchsichtig gemacht werden, sodass man im Stande ist, „optische Schnitte hindurch zu legen.“ Man sieht dann im Innern des Embryos, und zwar im Mesoderm, das sich unterdessen von der Ventralseite in die Seitentheile hereingezogen hat, segmental hintereinander liegende Höhlungen, deren vorderste im Kopfsegment die grösste ist, während die anderen nach hinten zu an Umfang abnehmen. In Fig. 23 ist das aufs Deutlichste zu sehen; obwohl in Fig. 22 nur die Kopfhöhlen sichtbar waren, zeigten sich doch auf der Querschnittserie eine ganze Anzahl folgender Segmenthöhlen mit aller nur wünschenswerthen Deutlichkeit, ein schlagender Beweis für die Zuverlässigkeit solcher „optischen Schnitte“.

Das Mesoderm zieht in diesem Stadium von seinem Entstehungsorte, dem Blastoporus aus, in der Gestalt von zwei symmetrischen Zellenmassen jederseits nach vorn, und nimmt allmählich die ganzen Seitentheile des Embryos zwischen Ectoderm und Darm ein; in der dorsalen und ventralen Medianlinie steht es (abgesehen vom Blastoporus) nirgends in Verbindung; es wird sogar mit dem weiteren Wachsthum des Embryos die Region der Rücken- und Bauchseite, wo unmittelbar unter dem Ectoderm das Entoderm liegt, beträchtlich breiter; mit anderen Worten die beiden, das Mesoderm mit seinen Höhlungen enthaltenden Seitentheile des Embryos rücken auseinander, wobei die medianen Parthieen des Körpers öfter als dorsale und ventrale Längsfurche schwach einsinken, was besonders in den spiralig aufgerollten Schwanztheilen der Embryonen Fig. 28, 29, sowie in Fig. 35, aber auch in den meisten übrigen Zeichnungen zu bemerken ist. In Fig. 19 und noch besser in Fig. 22 ist der mesodermfreie mediane Theil des Embryos deutlich zu sehen. Im

Kopftheil des Embryos, wo das erste Höhlenpaar im Mesoderm auftritt, das sehr bald an Grösse bedeutend zunimmt und für immer alle übrigen an Ausdehnung übertrifft, werden die Wandungen der Mesodermhöhlen so auseinandergedrängt, dass sich die beiderseitigen Mesodermhälften in der dorsalen wie ventralen Mittellinie einander mehr nähern, als im übrigen Körper, ohne sich aber zu berühren. Dadurch erscheint der Kopftheil des Embryos viel solider und undurchsichtiger als alle übrigen Parthieen desselben (abgesehen von der Einwucherungsstelle).

Nachdem im Mesoderm jederseits die vorderste oder Kopfhöhle durch Auseinanderweichen der Elemente zur Ausbildung gelangt ist, folgen schnell nacheinander von vorn nach hinten eine weitere Anzahl solcher Höhlen in immer kleineren Abständen und selber an Grösse abnehmend (Fig. 23); und je mehr der Embryo in die Länge wächst, um so mehr Segmenthöhlen gelangen zur Entwicklung, und allmählich zu grösserer Entfaltung. Bei durchsichtig gemachten Embryonen lässt sich der wirkliche Umfang derselben jedoch nicht genau feststellen, da sie gegen ihre Ränder hin so spaltförmig eng werden, dass sie sich nicht mehr durch grössere Durchsichtigkeit vor ihrer Umgebung auszeichnen, und man kann erst durch Schnittserien über ihre wirkliche Ausdehnung und gegenseitige Lagerung Aufschluss erhalten. Da zeigt sich denn, dass die Segmenthöhlen nicht einfach hintereinander liegen, sondern dass jedesmal die hintere mit einem schmalen und spitzen Zipfel die vordere um ein Geringes überragt, dass sie sich also gegenseitig ein wenig decken. Daher kommt es, dass man bei jungen Embryonen, wo die Höhlen noch dichter gedrängt aufeinanderfolgen als später, häufig auf demselben Schnitt zwei Höhlungen übereinander liegend findet, von denen die untere in der Schnittfolge von vorn nach hinten schnell abnimmt und stumpf endigt, während die obere allmählich grösser wird, und nachdem sie ihre bedeutendste Ausdehnung erlangt hat, schon wieder über sich den spitzen Anfang der nächsten erkennen lässt. So sind auch in dem in Fig. 85 abgebildeten Schnitte, der dem Embryo von Fig. 17 entnommen ist, auf jeder Seite Stücke von zwei Segmenthöhlen getroffen. Je mehr diese Höhlen sich ausbilden, um so mehr verliert die Mesodermanlage den Character zweier continuirlichen Zellenwucherungen; ihre Elemente gruppiren sich zu einem regelmässigen, die Segmenthöhlen umschlies-

senden Epithel und die paarigen Mesodermstreifen lösen sich auf in Mesodermsäcke, welche als einschichtige Zellenblasen die Segmenthöhlen umfassen und nur noch dadurch in Verbindung stehen, dass sie an den Berührungsstellen sich dicht aneinanderlegen, aber nicht mehr wirklich verwachsen sind.

In einer solchen wohl entwickelten Segmentblase des Mesoderms sind nicht alle Wandungen von gleicher Dicke; während die dem Darm anliegende Seite sich aus dünnen Plattenzellen zusammensetzt, haben die Zellen, welche die laterale, dem Ectoderm folgende Wandung bilden, eine grössere Höhe, liegen dichter gedrängt und gewähren das Aussehen eines Cylinderepithels. Ein typisches Bild der Segmenthöhlen im Querschnitt gibt Fig. 96, dem hinteren Abschnitt eines etwas älteren Embryos entstammend; da die Differenzirung des Mesoderms in Segmenttaschen von vorn nach hinten erfolgt, so findet man natürlich im hinteren Theil älterer Embryonen dieselben Verhältnisse, wie bei jüngeren Individuen weiter vorn, nur in Folge der grösseren Längenstreckung deutlicher ausgeprägt und mehr isolirt.

Untersucht man nun einen Embryo von der in Fig. 19 dargestellten Entwicklungsstufe auf Querschnitten, so findet man am Hinterende die Einwucherungsstelle der inneren Blätter genau in der nämlichen Form, wie sie in Fig. 74 von dem vorhergehenden Stadium abgebildet sind. Unmittelbar davor jedoch auf dem Walle, welcher den Blastoporus vorn begrenzt, treffen wir die neu entstandene Afteröffnung als schmalen Längsspalt, durch den das Darmlumen mit der Umgebung communicirt; der Schnitt Fig. 84, Taf. XI ist einer von denen, welche durch den Afterspalt gelegt sind. Man sieht hier, dass das Entoderm in den seitlichen Theilen sich noch nicht scharf vom Mesoderm gesondert hat, obwohl in letzterem bereits die Bildung der hintersten dichtgedrängten Segmenthöhlen beginnt. An der Afteröffnung aber ist das Ectoderm eingefaltet und geht direct in die innerste Zellenschicht über, welche das Darmlumen begrenzt. Ob hier eine wirkliche Einstülpung des Ectoderms den Vorgang einleitet oder ob einfach eine Spaltbildung auftritt mit nachfolgender Verlöthung der innersten und äussersten Schicht, ist schwer zu beantworten, da die Elemente ganz allmählich ineinander übergehen. Nur das scheint sicher zu sein, dass einige Ectodermzellen, welche den Spalt seitlich begrenzen, wenn auch secundär,

sich nach innen einsenken, wodurch die ganzen Lippen der Oeffnung vom Ectoderm gebildet werden. Ausser allem Zweifel aber ist es, dass die Afteröffnung nicht mit dem Blastoporus identisch ist und auch nicht an seine Stelle tritt, da derselbe lange vor Bildung jener bestand und auch noch in unveränderter Weise fortbesteht. Das Mesoderm hat von allen Schichten des Embryos gegenüber dem früheren Stadium die mächtigste Ausbildung erfahren; schon unmittelbar vor dem Blastoporus nimmt es die ganzen Seitentheile des Embryos ein, und weiter nach vorn hat es sich ebenfalls von der Ventralfläche mehr nach den Seiten und dem Rücken hin gezogen, wie eine Vergleichung von Fig. 75, Taf. X und 85, Taf. XI ergibt, die sich der Region nach, der sie entnommen sind, entsprechen. Die Segmenthöhlen im Mesoderm sind viel zahlreicher, als Fig. 23 erwarten lässt, da sie bis zur Afteröffnung hin schon angelegt sind; der Umstand, dass dort, also unmittelbar vor dem Blastoporus die nächst folgenden entstehen müssen, beweist, dass das Längenwachsthum des Embryos grossentheils auf der Zellvermehrung im Blastoporus beruht. Nach vorn hin (Fig. 85) sind die Segmenthöhlen schon gut ausgebildet, wenn auch noch schmal, und man trifft in Folge des Uebereinanderschiebens derselben, wie schon erwähnt, auf demselben Schnitt oft zwei hintereinanderliegende; so hier auf der rechten Seite eine wohl ausgebildete und den dorsalen Zipfel der nächst hinteren gerade tangirt; auf der linken Seite dagegen diese letztere mehr in der Mitte getroffen und von der ventralen resp. vorderen nur noch einen Rest (der Schnitt war also nicht ganz exact quer geführt). Mächtig entwickelt sind bereits die Mesodermhöhlen des Kopfsegments, Fig. 86; der Schnitt ist nicht weit von der Stelle geführt, wo die Mundbildung, noch auf dem vorhergehenden Stadium verharrend, stattfindet, wesshalb im Entoderm auf der Ventralseite noch eine schwache Verdickung zu sehen ist. Die Mesodermhöhlen sind hier weite Blasen von einschichtiger Zellenlage mit epithelialer Anordnung umschlossen; sie haben sich etwas vom Ectoderm abgehoben, was dem normalen Verhalten nicht entspricht, wo sie demselben ebenso dicht anliegen, wie dem Entoderm. Auf der Rückenseite beginnt eine Einsenkung sich bemerkbar zu machen, welche in der Folge stärker wird und die Kopfanlage als aus zwei kugelförmigen Hälften zusammengesetzt erscheinen lässt.

Der ganze Embryo ist in diesem Stadium seiner Längenzu-

nahme entsprechend auch dicker geworden, und besonders sein dorso-ventraler Durchmesser hat gegenüber dem pilzförmigen Stadium bedeutend zugenommen, was aus einer Vergleichung der Querschnitte leicht ersichtlich ist.

Die weiteren Umwandlungen des Embryos, insofern sie innerhalb der Grenzen dieses Theiles der Untersuchung liegen, beziehen sich zunächst auf die allgemeine Körperform bis zu dem Stadium, wo der junge Peripatus deutlich als solcher erkennbar ist; dann auf die Aus- und Umbildung des Mundes und Schlundes und das Schicksal der Afteröffnung. Alle übrigen inneren Verhältnisse bleiben, abgesehen von der entsprechenden Grössenentfaltung, im Grunde dieselben, wie in dem geschilderten Stadium; die unwesentlichen Veränderungen sollen gelegentlich geschildert werden.

Hinsichtlich der allgemeinen Gestaltsverhältnisse lässt sich in den folgenden Stadien, die in Fig. 24 bis 40 in allen nöthigen Zwischenstufen und Ansichten dargestellt sind, zunächst ein starkes Längenwachsthum beobachten, mit dem jedoch, besonders in den vorderen Abschnitten, eine entsprechende Dickenzunahme verbunden ist. Schon sehr bald hält die Ausdehnung der Bruthöhle nicht gleichen Schritt in ihrer Vergrösserung mit der Verlängerung des Embryos; dieser findet in gestrecktem Zustand keinen Raum mehr und muss sich desswegen krümmen. Das Hinterende zeigt zunächst eine leichte bis rechtwinklige Krümmung nach der Ventralseite zu, die sich zur Gestalt eines kurz eingebogenen Hakens weiter bildet (Fig. 24 u. 25). Mit dem weiteren Wachsthum wickelt sich das Hinterende, das allmählich einen immer grösseren Körpertheil umfasst, zuerst in einfacher, dann mehrfacher Tour unregelmässig spiralig auf, wobei die einzelnen Windungen sich wegen der Enge des Raumes dicht aneinander schmiegen. Wird der Embryo lebend aus der Bruthöhle herausgenommen, so lockern sich in Folge der Elasticität der Gewebe die Windungen und nehmen in aufeinanderfolgenden Stadien die Gestalten von Fig. 26, 27 u. 29 an. Dagegen stellt Fig. 35 einen Embryo von P. torquatus dar, der erst nach der Conservirung dem Uterus entnommen wurde, und den aufgewundenen Körpertheil so zeigt, wie er normaler Weise im Uterus angeordnet ist.

Gleichen Schritt mit der Verlängerung des Körpers hält die Segmentirung desselben; die äussere Gliederung des Embryos,

welcher die innere, durch Ausbildung der Segmenthöhlen bedingte, beträchtlich vorauseilt, zeigt sich zuerst durch das Auftreten schwacher Querfurchen (Fig. 24); die vorderste scheidet das Kopfsegment vom Rumpf; die zweite und die folgenden trennen die einzelnen Körpersegmente voneinander, entsprechen aber nicht genau der Grenze der inneren Segmente; denn da diese, die Segmenthöhlen, sich übereinanderschieben, so würden die Scheidewände, welche man sich durch die äusseren Furchen gelegt denkt, immer den vorderen Zipfel der Höhle des nächsten Segments abschneiden; die äusseren Furchen bezeichnen also jedesmal das stumpfe Hinterende einer Segmenthöhle, das sich in der Folge nach aussen verwölbt. Im nächsten Stadium (Fig. 25) hat sich das Kopfsegment schon scharf vom Rumpf abgesetzt, und das nämliche thun in der Folge die Glieder des Rumpfes dadurch, dass die Furchen tiefer einschneiden. Dies letztere aber wird nicht bedingt durch actives Eindringen der Furchen, sondern gerade umgekehrt durch seitliches Ausbauchen und Hervortreten der Segmente selbst. Desswegen greifen auch die Furchen nicht ringförmig um den ganzen Embryo herum, sondern erstrecken sich nur auf die lateralen Parthieen, während auf der Rücken- wie Bauchseite ein ziemlich breiter Streifen in der Breite des Darmes ungegliedert bleibt, was besonders deutlich an Fig. 31, sowie an den rein dorsalen oder ventralen Ansichten anderer Embryonen ersichtlich ist. Die segmentalen seitlichen Ausbuchtungen machen nämlich ganz den Eindruck, als seien sie verursacht durch das Wachsthum der Segmenthöhlen, welche gegen die Körperoberfläche hin den geringsten Widerstand finden und dort das Ectoderm vor sich her wölben; so kommt es auch, dass die Verwölbungen sich auf die Seitentheile der Ventralfläche, und in geringerem Maasse der Rückenseite erstrecken (Fig. 29 u. 36). In Folge dieser Entstehung ziehen dann die Trennungsfurchen bald nicht mehr quer zur Längsachse des Körpers, sondern schräg nach vorn, der Gestalt der Segmenthöhlen entsprechend (Fig. 29). Besonders deutlich sind diese Verhältnisse in Fig. 28, welche den in Terpentin durchsichtig gemachten Embryo Fig. 29 darstellt.

Diese segmentalen seitlichen Vorwölbungen sind die Anlagen der Extremitäten; aus ihnen entwickeln sich lediglich die Füsschen mit ihren Theilen und die Segmenthöhlen werden fast gänzlich in dieselben hineingezogen und zu besonderen Organen um-

gebildet. Die definitive unsegmentirte Leibeshöhle des erwachsenen Thieres ist, wie ich vorgreifend bemerke, eine völlige Neubildung. Die mit den Extremitätenanlagen anfangs in Verbindung stehenden ventralen Vorragungen bleiben dem eigentlichen Stamme der Körperanlage erhalten und in ihnen tritt später das Nervensystem auf.

Die Anlagen der Extremitäten treten mit dem weiteren Wachsthum des Embryos immer mehr seitlich hervor (Fig. 29, 31 u. 35) und werden nach und nach durch stärkeres Wachsthum der Zwischenräume immer weiter voneinander entfernt, wobei sie sich schärfer vom Körper absetzen, etwas spitze Form annehmen und allmählich eine deutliche Ringelung zeigen (Fig. 37, 39 u. 40), wodurch sie sich den definitiven Füsschen des Peripatus in der Gestalt nähern. Schon ziemlich frühe (Fig. 27, 28, 30) macht man die Bemerkung, dass das 2. Extremitätenpaar resp. das ganze zweite (Rumpf-) Segment an Grösse nicht nur die nachfolgenden, sondern auch das vorhergehende bedeutend übertrifft; auch nimmt es bald eine von den übrigen abweichende Gestalt und Stellung an; seine freie Kuppe ist (Fig. 33 u. 34) nicht rund, sondern stumpf abgestutzt, und während alle anderen mehr oder weniger ausgesprochen nach hinten gerichtet sind, stellt es sich quer zur Längsachse des Körpers und mitunter ein wenig nach vorn gerichtet. Aus ihm werden die jederseits des Kopfes befindlichen Papillen des erwachsenen Thieres, auf deren Spitzen die mächtigen Schleimdrüsen münden, welche frei in der Leibeshöhle liegen und mit ihren Verästelungen den Darm umspinnen.

Das erste Extremitätenpaar erleidet eine andere Umwandlung: es wird zu den Kiefern des Thieres. Schon in Fig. 29 u. 30, noch mehr in Fig. 33 u. 34 beobachtet man, wie es an Grösse hinter dem 3. und 4. Rumpfsegment zurückbleibt und sich mehr und mehr auf die Ventralseite nach vorn gegen das Kopfsegment zu schiebt; richtiger ist es vielleicht, wenn man sagt, dass es durch die mächtige Entwicklung des Kopfsegments dorsal theilweise überdeckt wird; indessen scheinen beide Wachsthumsvorgänge einander in die Hand zu arbeiten. Durch einen höchst merkwürdigen Umwachsungsprocess, der weiter unten ausführlicher besprochen werden soll, wird es immer mehr auf die Bauchfläche und in eine grosse secundär (richtiger tertiär) gebildete Mundhöhle hineingezogen.

Vor der Besprechung der Umformungen, welche das Kopfsegment eingeht, sind noch einige Worte über das Hinterende des Embryos zu sagen. Das hinterste Ende des Körpers ist bis zu dem Stadium, wo die volle Segmentzahl desselben erreicht und äusserlich zum Ausdruck gekommen ist, von der Seite gesehen knopfartig verdickt (Fig. 24, 25, 30, 31), von der Fläche betrachtet auch ein wenig verbreitert und am hinteren Rande leicht ausgebuchtet (Fig. 26, 28, 29). Die knopfförmige Verdickung enthält auf ihrer Ventralseite eine mediane Vertiefung, den Blastoporus, der auf derselben Stufe, wie in Fig. 74 immer noch besteht, und seine seitlichen Wälle geben eben in der Seitenansicht das Bild der Verdickung. Der vordere Theil des Walles dagegen, welcher auf seinem gegen den Blastoporus abfallenden Rande die Afteröffnung trägt, verlängert sich nach vorn zu einer Art von medianem Kiel, der in jüngeren Stadien (Fig. 24 u. 25) stark vorspringend eine kleine Strecke die ventrale Mittellinie entlang zieht. Später jedoch verstreicht er im Zusammenhang mit Umwandlungen der Afteröffnung und ist schon in Fig. 26 u. 27 nicht mehr zu erkennen.

Der Nabelstrang befestigt sich, wie jetzt deutlich zu erkennen, an der Rückenseite des ersten Rumpfsegments (Fig. 24, 26, 36, *N*) in jüngeren Stadien gegen das zweite Segment hin verschoben. Gewöhnlich reisst er beim Freipräpariren der Embryonen kurz vor seiner Verbindung mit dem Embryo ab, ist aber, so lange er überhaupt existirt, auf Schnittserien immer sicher zu finden. Anfangs relativ kurz und dick, wird er allmählich im Verhältniss zum Embryo, ohne anfangs wirklich an Stärke abzunehmen, dünner, dabei aber factisch länger. Mit der Umbildung des Mundes, die in Folgendem geschildert werden wird, degenerirt er nach und nach und ist in der Regel in dem Stadium von Fig. 31 nicht mehr zu finden; die Stelle seiner Vereinigung mit dem Embryo ist glatt geschlossen. Ausnahmsweise aber erhält er sich, obwohl in offenbar rückgebildetem Zustand noch bis in spätere Stadien, selbst bis zum Auftreten des Nervensystems (Fig. 36). Solange er in voller Ausbildung vorhanden ist, findet man den Darm der Embryonen ausnahmslos völlig leer von Nahrungsstoffen; mit seiner Rückbildung aber und der Hand in Hand damit erfolgenden Ausbildung des Schlundes füllt sich der Darm mit einer zarten homogenen Eiweissmasse, die sich schwach färbt und genau demjenigen Stoff entspricht, welchen man von da

an auch ausserhalb des Embryos in der Bruthöhle als Secret des Uterusepithels findet. Es ist also wohl sicher, dass der Embryo in diesem Stadium anfängt, die vom Uterus gelieferte Nahrung durch den Mund aufzunehmen und dass in Folge dessen der Nabelstrang überflüssig wird und zu Grunde geht; sein ausnahmsweise längeres Bestehenbleiben ist wohl kaum als Tendenz zu einer Verlängerung der bis dahin bestehenden Art der Ernährung aufzufassen, wodurch allmählich die spätere selbständige Nahrungsaufnahme ausgeschlossen werden könnte.

Das Kopfsegment hat sich, wie wir gesehen haben, durch die erste und vorderste Ringfurche vom Rumpf abgegrenzt und geht nun seinen eigenen Entwicklungsgang, der sich in der ersten Zeit allerdings nicht sehr wesentlich von dem der Rumpfsegmente unterscheidet. Zunächst nimmt es, durch die starke Ausbildung seiner Mesodermhöhlen, an Umfang so bedeutend zu, dass es schon in Fig. 24 die Rumpfsegmente an Grösse weit übertrifft; zugleich wird seine Absonderung vom Rumpf durch tieferes Einschneiden der Grenzfurche immer deutlicher. Die Anschwellung der Seitentheile bedingt aber auch, dass die beiden Kopfhälften sich schärfer voneinander absetzen, indem sie sich sowohl dorsal und ventral über die Medianlinie erheben, als auch nach vorn durch eine immer tiefer werdende Einbuchtung voneinander trennen. So setzt sich allmählich der Kopf aus zwei etwas mehr als halbkugeligen Anschwellungen zusammen, deren Verbindungslinie besonders dorsal immer tiefer einsinkt (Fig. 25 u. 26). Endlich tritt die dorsale Seite jeder Kopfhälfte noch mehr über das gewöhnliche Niveau hervor, indem sich auf den beiden Halbkugeln abermals stumpfe Hervorragungen bilden (Fig. 30, *T*, 31, 33, *T*): die ersten Anlagen der Tentakel; sie entstehen, wie aus Fig. 33 am deutlichsten hervorgeht, zunächst der dorsalen Medianlinie und grenzen sich erst nach und nach gegen die Seite hin schärfer ab. In dem Stadium, wo die Extremitäten sich scharf absetzen und ihre Ringelung erhalten (Fig. 37), sind auch die Tentakel bereits stumpf kegelförmig, deutlich durch eine Furche vom Kopf abgegrenzt und fangen ebenfalls an, von der Spitze nach der Basis zu durch Ringfurchen eine Art von Gliederung aufzuweisen, die weiterhin (Fig. 39, *T*) recht deutlich wird. Der Frage, ob man die Tentakel als Extremitäten auffassen darf, wird später näher getreten werden. Der Darm reicht in allen auf Taf. VI abgebildeten

Embryonen in das Kopfsegment hinein und endet blind am vordersten Körperende, wo er direct an das Ectoderm anstösst, da das Mesoderm vorn ebenso wenig wie in dorsaler und ventraler Mittellinie in Verbindung steht.

Die geweblichen Veränderungen in den Embryonen bis zu dem in Fig. 33 dargestellten Stadium sind höchst unbedeutender Natur und sind höchstens durch geringe Verschiebungen der Zellenmassen in Verbindung mit dem allgemeinen Grössenwachsthum und der Gestaltveränderung characterisirt. Der Blastoporus ist unverändert; das Ectoderm zeigt denselben Character wie in den früheren Stadien, die durch Schnittabbildungen illustrirt sind; nur in der dorsalen und ventralen Fläche, welche in der Ausdehnung, wo das Entoderm direct dem Ectoderm anliegt, an der Gliederung des Körpers nicht Theil nimmt, wird die Zellschicht des Ectoderms dünner, was schon in Fig. 85 u. 86 oben zum Ausdruck kommt, und zuletzt liegt hier nur eine einzige Reihe von Kernen nebeneinander, während überall sonst mehrere Lagen sich zwischeneinander schieben. Es scheint demnach, dass die Zunahme dieser Regionen in der Breite nicht auf einer Zellvermehrung, sondern lediglich auf einer Verschiebung der vorhandenen Elemente beruht, bedingt durch den Zug, der von den mächtig sich entwickelnden Seitentheilen ausgeübt wird. Dem Grössenwachsthum der segmentalen Ausstülpungen entsprechen natürlich Vergrösserungen der Segmenthöhlen, wodurch die Querschnittsbilder deutlicher werden, da man leichter eine einzige Segmenthöhle auf dem Querschnitt trifft, wie Fig. 96 zeigt, welches einen geradezu schematischen Querschnitt, obwohl in möglichster Naturtreue nach dem Präparat gezeichnet, wiedergibt. In den Kopfhöhlen finden wir dasselbe Bild, wie in den Segmenthöhlen des Rumpfes, nur ist die Mesodermauskleidung bei der grösseren Weite der Höhlen relativ dünner und zeigt nur beim Beginn der Tentakelausstülpung an der betreffenden Stelle eine schwache Verdickung. Fig. 88 u. 89 zeigen die Kopfhöhlen in ganz indifferentem Zustand und lassen zugleich den tiefen Medianeinschnitt auf der Dorsalseite erkennen.

Weitaus die grössten Veränderungen treffen den Mund, wo eine ganze Reihe von Neubildungen und Umformungen eintreten. In dem Stadium, welches in Fig. 24 dargestellt ist, erhält die bis dahin nur angedeutete Mundeinstülpung ein deutliches Lumen und bildet sich zu einem schmalen und sehr kurzen Längsspalt aus, der

von aussen zunächst ein wenig schräg nach innen und vorn sich einsenkt. Bald aber wird die Oeffnung desselben deutlicher und dringt senkrecht ins Innere ein. Ein Embryo, wie er in Fig. 25 abgebildet ist, zeigt bezüglich des Mundes auf dem Querschnitt bereits folgendes Verhalten (Fig. 87); ein schmaler Spalt verbindet das Darmlumen mit der Aussenwelt; das Ectoderm hat sich deutlich eingesenkt und bildet die Wandung des Mundkanals, um im Innern mit dem Entoderm in Verbindung zu treten. Besondere Verdickungen, die einen Schlundkopf darstellen, sind nicht vorhanden. Die Mundöffnung liegt nicht am vordersten Ende des Darmes, sondern am Hinterrande des Kopfsegments, während der Darm blindsackartig durch dieses hindurch nach vorn reicht, wo er in der vorderen Einkerbung zwischen den beiden Kopfanschwellungen direct an das Ectoderm stösst. Fig. 88 ist ein Querschnitt durch denselben Embryo (schwächer vergrössert) einige Schnitte weiter nach vorn und zeigt das Entoderm in typischer Form, als enges Rohr mit einschichtiger Wandung, dessen Zellen sich deutlich von denen des Ectoderms durch ihr helles, fein gekörneltes Protoplasma unterscheiden.

Dieser Mund scheint noch nicht im Stande zu sein, Erweiterungen und Verengungen zum Zweck des Nahrungsschluckens auszuführen, denn man findet den Darm immer völlig leer, und der Nabelstrang ist auf der Höhe seiner Ausbildung, woraus man schliessen darf, dass die Ernährung des Embryos gänzlich durch letzteren erfolgt.

Während der in Fig. 26 dargestellte Embryo bezüglich der Mundbildung keine bemerkenswerthe Veränderung erkennen lässt, ist eine solche im nächsten Stadium (Fig. 27) deutlich vorhanden; die Mundöffnung selbst ist auf der bisherigen Stufe der Ausbildung stehen geblieben, aber die Ectodermeinstülpung ist in der Tiefe und nach vorn eingedrungen und hat den ganzen entodermalen Darmblindsack, der vor der Mundöffnung lag, verdrängt. Auf allen Schnitten vor dem Mund findet man an Stelle des früheren gut characterisirten einschichtigen Entodermrohres mit seinen hellen, wenig zahlreichen Zellen jetzt einen praeoralen Darmblindsack, dessen Lumen schmal, spaltförmig, von den Seiten stark comprimirt ist und dessen Wandungen aus zweifellosen, in mehreren Schichten über- und zwischeneinander liegenden Ectodermzellen bestehen (Fig. 89). Die Schnittserien lehren, dass, während die hintere Wand

der Mundeinstülpung unverändert blieb, die vordere und die seitlichen Wandungen derselben unter ausgiebiger Vermehrung ihrer Elemente in die Tiefe und nach vorn einwucherten und an Stelle des Entoderms traten. Nun reicht von der Mundöffnung an ein ectodermaler Schlund mit verdickten Wandungen nach vorn und stösst mit seinem vorderen stumpf abgerundeten Ende direct an das Ectoderm in der medianen Einsenkung zwischen den Kopfhälften an. Dieser Schlund oder Schlundkopf scheint nun die Fähigkeit zu besitzen, Schluckbewegungen zu machen, obgleich keine Muskulatur in ihm ausgebildet ist, sondern seine Zellen sämmtlich gleichartigen embryonalen Typus bewahrt haben; denn von jetzt an bildet sich der Nabelstrang offenbar zurück, indem sein Lumen sich gegen das Ectoderm des Embryos zu abschliesst, worauf er degenerirt und der Embryo abfällt, und im Darm des Embryos findet man eine zarte, dünnflüssige Eiweissmasse, die sich schwach färbt und genau derjenigen entspricht, welche von diesem Zeitpunkt an am Epithel der Bruthöhle in dieselbe abgesondert wird. Die Ernährung des Embryos wird demnach mit der Entwicklung eines ectodermalen Schlundkopfes, wenn auch primitivster Art, eine wesentlich andere gegen früher. Ich habe schon weiter oben erwähnt, dass der Nabelstrang mitunter noch länger in scheinbar gutem Zustand erhalten bleibt, so z. B. in Fig. 36, *N*; allein diese Thatsache ändert nichts in dem eben geschilderten Verhalten und ist nur eine fernere Variabilität in der Entwicklung unserer Peripatusarten; statt sich vom Embryo abzulösen, bleibt der Nabelstrang hier mit ihm in Verbindung, streckt sich aber so stark in die Länge unter gleichzeitigem Dünnerwerden, dass seine Unfähigkeit zu fernerer normaler Function doch sehr wahrscheinlich ist; er folgt hier dem Zug, der beim Wachsen des Embryos durch die Verschiebung seiner Ansatzstelle an diesem auf ihn ausgeübt wird und atrophirt dadurch ebenso wie der andere, der dem Zug nicht folgte, sondern abriss.

Mit dem weiteren Wachsthum des Embryos macht auch der Schlund weitere Fortschritte; in dem Stadium, das in Fig. 28, 29 u. 30 in verschiedenen Ansichten dargestellt ist, beginnt für den Embryo eine neue Phase der Ausbildung. Er hat jetzt, wenn auch äusserlich noch nicht sichtbar, durch Ausbildung der definitiven Zahl von Segmenthöhlen seine volle Gliederung erreicht, und es treten nun schnell nacheinander, beinahe zu schnell für die Untersuchung,

Differenzirungen in den einzelnen Keimblättern, besonders im Ectoderm und Mesoderm, auf, sowie Verschiebungen der bis dahin angelegten einfachen Organe gegeneinander, welche das Bild eines Querschnittes auf einmal ungemein compliziren. Lassen wir zunächst alles andere ausser Acht, um die Weiterbildung des Mundes zu verfolgen, so bemerken wir, dass die äussere Mundöffnung nicht mehr ein schmaler Längsspalt, sondern eine fast kreisrunde Einsenkung geworden ist, die aber in der Tiefe durch seitliche Comprimirung der Wandungen ein spaltförmiges Lumen hat; ersteres ist in Fig. 29, letzteres an demselben Embryo, nachdem er durchsichtig gemacht wurde, in Fig. 28 zu sehen. Allein die ectodermale Einwucherung mit dem spaltförmigen Lumen erstreckte sich von der Mundöffnung aus nach vorn und überwölbte bisher im Innern die Mundöffnung nicht; jetzt aber beginnt dieselbe, während die hintere Lippe des Mundes noch auf ihrem ursprünglichen Stadium verharrt, so nach hinten zu wachsen, dass sie wie ein Dach die Mundöffnung innen überwölbt und über dieselbe nach hinten ragt; sie erscheint nun bei einem Einblick ins Innere der Mundhöhle als zwei Wülste, geschieden durch eine schmale Längsspalte (Fig. 34, *Sch*). Bei diesem Wachsthumsprocess wurde aber nicht, wie früher, das Entoderm verdrängt, sondern das obere Schlunddach und die seitlichen Wandungen desselben haben sich in den entodermalen Darm von vorn nach hinten so eingestülpt, dass dorsal davon ein kurzer Blindsack des ursprünglichen Darmes den Schlundkopf überlagert; dabei zeigt der neue Schlundkopf das stärkste Wachsthum in seiner dorsalen Medianlinie, welche die Mundöffnung schon weit überragt, während die hinteren Ränder des Schlundkopfes in den Seitentheilen schräg nach vorne bis zur Mundöffnung reichen und sich überall direct in das Entoderm fortsetzen. Fig. 90, ein Querschnitt von dem in Fig. 29 gezeichneten Embryo, hinter der Mundöffnung geführt, da wo das erste Rumpfsegment bereits auf der Ventralseite das Kopfsegment bedeckt, zeigt dieses Verhalten deutlich. Der Darm, ein dorso-ventral plattgedrücktes Entodermrohr trägt in der dorsalen Mittellinie als Aufsatz das hinterste Ende der ectodermalen Schlundeinstülpung, über welcher der blinde Darmzipfel liegt, der durch die Einstülpung des Schlundes entstanden ist; je weiter nach vorn, desto mehr nimmt der ectodermale Theil des Darmes an Umfang zu; er bildet bald die ganze dorsale Hälfte und erstreckt sich noch

weiter nach vorn auf die Seitenparthieen, bis endlich in der Mundöffnung auch im ventralen Theil das Entoderm sich mit dem hinteren Mundrand verbindet.

Jetzt beginnt auch der hintere Mundrand die bis dahin versäumte Einstülpung nachzuholen und wächst im Anschluss an die seitlichen Schlundwandungen ebenfalls nach innen, wobei er sich auch ein wenig in den Darm einstülpt. Den durch diese Vorgänge erzielten Effect illustrirt am besten ein genau in der Medianebene geführter verticaler Längsschnitt, wie er in Fig. 91 dargestellt ist: hier ist ein weiter (im Querschnitt aber eng spaltförmiger) Schlundkopf, der dem Ectoderm entstammt, so in den Anfangstheil des Darmes eingestülpt, dass sowohl seine dorsale als auch seine ventrale Wand, (ebenso natürlich auch die Seitenwände) auf ihrer Aussenfläche eine Strecke weit vom Entoderm bekleidet sind, und dass ein entodermaler Darmblindsack dorsal den Schlund überragt. Denkt man sich den so gebildeten Schlundkopf wieder reducirt, so ist klar, dass seine innere Mündung in den Darm an Stelle der äusseren Mundöffnung zu liegen käme, und es wird so völlig deutlich, dass die jetzt vorhandene Mundöffnung nicht identisch mit der zuerst aufgetretenen ist; diese ist durch Einstülpung in die Tiefe gerückt, ist zur Oeffnung des später muskulösen Schlundkopfes in den Darm geworden, während die neue Mundöffnung eine Neubildung ist. Denn dass hier die Bildung des Schlundkopfes nicht lediglich durch eine Vermehrung derjenigen Zellen zu Stande kommt, welche früher den primären Mundkanal auskleideten, sondern dass wirklich eine Einstülpung von aussen damit verbunden ist, geht schon daraus, wie mir scheint, zweifellos hervor, dass mit dem Auftreten und der Weiterbildung des Schlundkopfes die Mundöffnung immer grösser wird, was nur durch ein Einfalten ihrer Ränder geschehen kann. Verweilen wir noch ein wenig bei dieser secundären Mundöffnung, deren weitere Schicksale erst in dem später folgenden II. Theil dieser Untersuchung bei der Organentwicklung eingehend studirt werden sollen, und verfolgen dieselbe nur ganz oberflächlich an der Hand der Fig. 37 bis 40, so sehen wir, dass auch sie nicht äussere Mundöffnung bleibt. Das erste Rumpfsegment hat sich längst in auffallender Weise unter dem Kopfsegment nach vorn geschoben (cfr. Fig. 29, 34 etc.); nun treten auf den Seitenflächen dieses Segments, gegen den Rücken zu und im Anschluss an das Kopf-

segment, dorsal von dem unterdessen weiter entwickelten Extremitätenstummel einige warzenförmige Wucherungen auf, die sich zu einem Wall verbinden (Fig. 37); diese umfassen von den Seiten, und zuletzt auch auf der Ventralfläche von hinten her das erste Extremitätenpaar und drängen dasselbe gegen die Mittellinie und die Mundöffnung zu (Fig. 38—40). Durch immer stärkere Erhebung der Wälle, durch ihre Vereinigung in der ventralen Mittellinie und durch immer engeres Zusammenrücken entsteht die dritte definitive Mundhöhle, in welche das erste Extremitätenpaar als Kiefer des ausgebildeten Thieres hineingezogen wird, während die Papillen des Walles zu den längst bekannten Mund- oder Schlundpapillen werden. Zugleich tritt vor der bis dahin bestandenen Mundöffnung eine mediane (in den Figuren mit *z* bezeichnete) Papille auf, die immer grösser wird, und eine wesentliche Rolle bei der Bildung des neuen Mundes und seiner Organe spielt. Kurz erwähnt mag noch sein, dass auch die äussere Oeffnung des eben angelegten Segmentalorgans des zweiten Rumpfsegments durch Umwallungen mit in die Mundhöhle hineingezogen wird, wobei sich später das Segmentalorgan selbst in die grosse, den ganzen Körper im Lateralsinus durchziehende und in die Mundhöhle mündende Drüse umbildet. Alle diese, und viele andere Verhältnisse müssen zur genaueren Darstellung für den II. Theil dieser Entwicklungsgeschichte verspart werden.

Ebenso kurz, wie diese Vorgänge, mögen noch einige andere Verhältnisse der letzten Embryonalstadien, die für diesen Theil in Betracht kommen, besprochen werden, weil sonst die Verständlichkeit der Abbildungen erschwert würde. Für alle bisher untersuchten Embryonen war es characteristisch, dass der Darm sich in seiner ganzen Ausdehnung überall dicht an die innere Wand der Segmenthöhlen oder, in der dorsalen und ventralen Fläche, an das Ectoderm anlegt, und überall, wo er davon getrennt war, hatten wir es mit künstlichen Hohlräumen zu thun, wie aus reichem, wohl conservirtem Material hervorging. Von dem Stadium des in Fig. 29 abgebildeten Embryos an ist das nun anders. In den ventralen Theilen der segmentalen Ausstülpungen, die in ihren lateralen Abtheilungen zu den Füsschen werden, tritt eine Wucherung des Ectoderms auf, welche deutlich in Fig. 92 zu sehen ist; wie es scheint wegen Mangel an Raum springt dieselbe gegen die Oberfläche zu vor und erzeugt so

einen verdickten Streifen jederseits der ventralen Mittellinie, in welchem die Segmentirung verschwindet (Fig. 34, 38, *n*, 39) und welcher stumpf abgerundet an das Kopfsegment stösst; es ist die Anlage des Nervensystems, die sich bald vom Ectoderm sondert (schon in Fig. 92 zu bemerken).

Ferner treten in der ventralen Wand der Segmenthöhlen Zellenwucherungen auf (Fig. 92) wodurch die Höhlen selbst eingeengt und zu kanalartigen, gewundenen Räumen werden, die wir jetzt nicht weiter verfolgen wollen. In derselben Figur ist aber weiter zu sehen, dass der Darm, zunächst ventral, sich vom Ectoderm sowohl, als auch von der inneren Wand der Mesodermblasen abhebt, eine Spaltbildung, die völlig normal ist und schnell an Ausdehnung zunimmt; sie ist ebenso, wenn nicht in schärferer Ausbildung einige Schnitte weiter vorn in Fig. 90 zu sehen. Der Darm hebt sich auf diese Weise bald in seiner ganzen Ausdehnung von seiner Umgebung ab und bleibt nur noch längere Zeit mit den vorderen Zipfeln der Segmenttaschen, mit denen sich dieselben übereinander schieben, in schmaler Verbindung. Abgesehen von diesen beiden seitlich-dorsalen Berührungslinien liegt dann das entodermale Darmrohr ohne Mesodermumkleidung frei in einer neu entstandenen Höhle, der definitiven Leibeshöhle, die nichts mit den Segmenthöhlen gemein hat. Letztere werden später gänzlich in den Lateralsinus und die Höhlung der Füsschen umgewandelt und geben den Hohlorganen daselbst, besonders den Segmentalorganen z. Th. den Ursprung; die späteren Lücken, wodurch dieselben mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen, sind secundäre Bildungen. Die dünne mesodermale Darmbekleidung des erwachsenen Thieres rührt, so viel ich bis jetzt sehe, von Zellen her, die theils von der letzten Verbindung des Darms mit den Segmentblasen aus ihn umwuchern, theils von Wanderzellen, welche sich aus dem Mesoderm lösen und in die Leibeshöhle gerathen. Sehr klar werden die geschilderten Verhältnisse durch den medianen Längsschnitt, Fig. 91; hier ist der Darm dorsal und ventral durch einen weiten Raum von der Körperwand getrennt; im ventralen Theil dieser Leibeshöhle ist keine Spur von Mesoderm zu finden, weder ein Hautfaserblatt noch eine Darmbekleidung, während die dorsale Wand der Leibeshöhle von schwachen Zellenwucherungen austapezirt ist, die von der Wand der Segmentblasen herrühren; auch bemerkt man frei in der Leibeshöhle suspendirte

Zellen, die vorhin erwähnten Wanderzellen. Von stärkeren zusammenhängenden Mesodermanlagen sind in dem citirten Schnitt nur einige Communicationen der beiden Mesodermhälften im vorderen Theil des Kopfes zu bemerken, wo auch eine Commissur des Nervensystems bereits zur Ausbildung gekommen ist.

Es erübrigt nun noch, einen Blick auf das hintere Ende des Körpers zu werfen, wo ebenfalls schon frühzeitig ein Organ, der After, aufgetreten war. Der Blastoporus, die Keimstelle der inneren Blätter, verschwindet, wie gesagt, erst, wenn wenigstens im Innern durch Ausbildung der Segmenthöhlen die volle Segmentzahl des Körpers erreicht ist, doch lässt sich eine indifferente Fortwachsungsstelle mitunter auch später noch nachweisen. Der After war ein schmaler Längsspalt vor diesem bedeutungsvollen Ort (Fig. 22, 23 u. 84). Diese ursprüngliche Afteröffnung wird nicht zum definitiven After des Thieres, auch nicht in der Weise, dass sie ähnlich wie die Mundöffnung in die Tiefe rückt und zum Eingang eines neugebildeten Enddarms in den entodermalen Darm wird. Sie verschwindet einfach, und die definitive Afteröffnung sammt dem vom Ectoderm stammenden Enddarm, der auch im ausgebildeten Zustand durch sein histologisches Verhalten vom übrigen Darm wesentlich abweicht, sind völlige Neubildungen. Schon in dem Stadium von Fig. 27 beginnt der früher beschriebene ventrale Längswall, an dessen hinterer Böschung die Afteröffnung liegt, und der noch in Fig. 24 u. 25 sehr deutlich ist, flacher zu werden, um bald ganz zu verschwinden. Zugleich werden die Lippen des Afterspaltes weniger scharf; sie legen sich mehr aneinander, und in einem Stadium, wie Fig. 37 es darstellt und noch früher, sind sie völlig miteinander verschmolzen; doch kann man die frühere Trennung noch sehen. Fig. 93 zeigt dies Verhalten von dem in Fig. 37 dargestellten Embryo. Obwohl die Afteröffnung verschwunden ist, documentirt sich die Stelle, wo sie bestanden hatte, noch dadurch, dass das Entoderm daselbst nicht continuirlich das Ectoderm innen überzieht, sondern mit demselben an den früheren Lippen des Spaltes in Verbindung steht. Einige Schnitte weiter vorn aber zeigt sich eine neue Einsenkung, deren Ränder wulstig vorgewölbt sind (Fig. 94); diese schliessen sich noch weiter vorn zusammen und bilden eine röhrenförmige Ectodermeinwucherung, welche von da aus unter dem Darm, zwischen diesem und dem Ectoderm nach vorn eindringt und

bald blind endigt. Dies ist der Enddarm, und seine Mündung der definitive After, welcher jetzt noch verhältnissmässig weit vorn auf der Bauchfläche liegt. Vielleicht wird er durch Verschiebung, durch ungleichmässiges Wachsthum später weiter nach hinten verlagert; doch auch ohne dies liegt er hinsichtlich seines definitiven Ortes weit genug hinten, wenn nur die postanale Parthie nicht mehr erheblich wächst. Später setzt sich der Enddarm mit dem entodermalen Darmrohr in offene Communication und letzteres zieht seinen dahinter liegenden kurzen Blindsack ein, worauf dann der Enddarm als einfache Fortsetzung des Chylusdarmes erscheint.

Mit diesen zuletzt beschriebenen oder kurz erwähnten Organenanlagen hat der Embryo bereits diejenige Periode überschritten, welche wir als die Periode der Bildung der Keimblätter und der allgemeinen Körpergestalt bezeichnet haben; wir nehmen aber auf den Anfang der inneren Umwandlungen und Differenzirungen, die zeitlich mit der Entstehung des Enddarms und der complicirten Mundhöhle zusammenfallen, hier keine Rücksicht, sondern verlassen den Embryo auf folgender Entwicklungsstufe: Die allgemeine Körpergestalt ist bereits die für den ausgebildeten Peripatus characteristische; der Kopf dagegen, zunächst nur aus dem vordersten Segment des Körpers bestehend, zeigt noch die doppelte kugelige Anschwellung seiner ersten Anlage und trägt auf seiner Dorsalseite die Tentakel als hohle, äusserlich schwach quergeringelte Fortsätze von stumpf kegelförmiger Gestalt; ihre Höhlung ist eine Fortsetzung der Kopfhöhlen und sie sind ausgekleidet von einem Blindsack der Mesodermblasen des Kopfes. Der Rumpf des Embryos ist rundlich, etwas plattgedrückt, besonders auf der Ventralseite, und trägt seitlich die kegelförmigen, ebenfalls geringelten Beinpaare, in welche die ursprünglichen Segmenthöhlen fast ganz hineingerückt sind; auch gegen den Rücken zu beginnt eine unregelmässige Ringelung durch Auftreten von Querfalten sich bemerkbar zu machen. Der Darm hat sich dorsal und ventral weit von der Körperwand und dem Mesoderm abgehoben, während er lateral noch mit den vorderen Zipfeln der Segmentblasen in segmentaler Berührung steht; es hat sich hierdurch die ungegliederte definitive Leibeshöhle gebildet und der Darm durchzieht dieselbe als gerades, in jedem Segment lateral schwach ausgebuchtetes Rohr (in Folge seiner Befestigung an den Mesodermblasen), das lediglich aus Entodermzellen besteht. Der

primäre After ist durch Verlöthung seiner Ränder geschlossen; der Enddarm hat sich als ectodermale Einstülpung angelegt, ist aber noch nicht in Communication mit dem Darmlumen getreten. Der primäre Mund ist in Folge einer starken von den Seiten comprimirten Ectodermeinstülpung in die Tiefe gerückt, und stellt nun den Eingang des dadurch neu gebildeten Schlundkopfes in den Darm dar, welch letzterer mit einem engen Blindsack jenen nach vorn überragt. Dieser Schlundkopf wird abermals in die Tiefe gedrängt durch die Bildung einer neuen Mundhöhle, in welche durch Umwachsung von den Seiten und hinten her das gesammte erste Extremitätenpaar als Kiefer und ausserdem noch manches andere hineingezogen wird. Das Nervensystem beginnt in seinen Anfängen als paarige Verdickung des Ectoderms auf der Ventralseite bemerklich zu werden. Von inneren Organen ist demnach ausser Schlund und Enddarm, sowie der Mesodermhöhlen nichts auch nur einigermaassen ausgebildet. Die Keimblätter allein sind völlig differenzirt, ohne noch in Organe zerlegt zu sein; und dabei hat der Embryo, der aus einem Ei von 0,04 mm Durchmesser hervorging, eine Länge von fast 4 mm erreicht, ein Fall, der meines Wissens völlig vereinzelt und desswegen ungemein auffallend ist, da doch nach allen Erfahrungen bei gegliederten Thieren mit der Differenzirung der Keimblätter nicht nur die Segmentirung des Körpers, sondern zugleich das Auftreten der verschiedensten Organsysteme Hand in Hand geht.

Hier dagegen sehen wir, dass die Ausbildung der Körpergestalt und die Anlage der einzelnen Organe zeitlich ungewöhnlich stark auseinandergezogen sind. Wie ich weiter oben schon andeutete, lässt sich dieses merkwürdige Verhalten vielleicht in der Weise zurechtlegen, dass man annimmt, bei den denkbar günstigsten Ernährungsverhältnissen im Uterus durch Placenta und Nabelstrang konnte die Entwicklung der Organe, die bei einem freien Larvenleben zur Existenzfähigkeit nothwendig sind, zurückbleiben und allmählich in der aufeinanderfolgenden Reihe von Generationen immer mehr hinausgeschoben werden, sodass das Grössenwachsthum und die Ausbildung der Gestalt allein mächtig gefördert wurde. Dies gilt sowohl für allenfalls vorhandene Larvenorgane, die entweder ganz unterdrückt oder zu anderer Function umgebildet wurden, als auch für die Differenzirung des definitiven Körpers; erst mit ziem-

licher Vollendung der Gestalt des nur aus den Keimblättern bestehenden Embryos beginnt, sobald die Anforderung selbständiger Thätigkeit auftritt, dann aber überall fast gleichzeitig und mit grosser Energie, die Anlage und Ausbildung der einzelnen Organe. Ob diese Anschauungsweise das Richtige trifft, wird wohl schwer mit Sicherheit auszumachen sein; eine Stütze erhielte sie dann, wenn sich zeigen sollte, dass bei den Peripatusarten, welche die complicirten embryonalen Ernährungsorgane nicht besitzen, die Entwicklungsvorgänge mehr im Anschluss an diejenigen anderer gegliederter Thiere sich abspielten, besonders dass die Differenzirung der Keimblätter in Organe schon in früheren Embryonalstadien stattfände. Doch auch jetzt schon scheinen manche Gründe für die Wahrscheinlichkeit der vorgebrachten Ansicht aufgeführt werden zu können; das Verschwinden oder das Rudimentärwerden von Larvenorganen bei Entwicklungsvorgängen, die sich im Uterus oder in Eiern mit grossem Nahrungsdotter abspielen, ist eine anerkannte Thatsache; ausserdem wird nur ein einziges Postulat gestellt, dass nämlich Organe, die nicht gebraucht werden, in der Entwicklung zurückbleiben können, und dieselbe später nachholen — ein Vorgang, der durch zahlreiche Beispiele belegt werden kann. Der Einwand, dass viele andere Thiere, so vor Allem die placentalen Säugethiere im nämlichen Falle seien, und dennoch ein anderes Verhalten zeigen, kann nicht wohl ernstlich gemacht werden; denn einmal muss die günstige Ernährungsweise und der Mangel der Nothwendigkeit eine solche Verzögerung im Auftreten der Organe nicht bedingen, sondern kann es nur thun; andererseits stehen wohl die Thiere, welche man als Gegenbeweise anführen könnte, schon so fern von den Vorfahren mit den gemeinsamen freien Larvenformen, dass die verschiedenartigsten Einflüsse ihre Entwicklung bereits bedeutend modificirt haben können. Es kann daher eigentlich nur von den auffallenden Abweichungen in der Entwicklungsweise des Peripatus und derjenigen der Anneliden einerseits, sowie der Tracheaten andererseits die Rede sein, und dafür dürfte der obige Erklärungsversuch wohl gerechtfertigt erscheinen.

III. Die Entwicklung von P. Edwardsii im Vergleich zu P. capensis und P. novaezealandiae.

Bevor wir die in Obigem ausführlich geschilderten und reichlich durch genaue Abbildungen belegten Entwicklungsvorgänge von P. Edwardsii und P. torquatus auf ihren Werth für Vergleichungen und allgemeinere Fragen prüfen, wird es nothwendig sein, das über die ersten Entwicklungserscheinungen anderer Peripatusarten, so nothdürftig die Angaben darüber auch sind, in Betracht zu ziehen, und wir werden dabei gleich von vornherein eine höchst merkwürdige und interessante Beobachtung machen können, auf die in der Einleitung bereits hingewiesen wurde.

Im Allgemeinen gilt der Satz, dass bei Thieren, deren Organisationsverhältnisse verschieden, ja sogar so abweichend voneinander sind, dass eine nähere Verwandtschaft mit anderen Gruppen nicht ohne Weiteres erkennbar ist, die Entwicklungsvorgänge am ersten Aufschluss nicht nur über die Verwandtschaft, sondern auch über den Grad derselben geben können, da in den Phasen, welche der Embryo durchläuft, die Beziehungen des betreffenden Thieres zu den Vorfahren, sowie den nächsten Verwandten am klarsten und unverwischtesten erhalten sind. Wir finden als Regel, dass auch unähnliche Thiere ähnliche Embryonalentwicklungen durchmachen, da die im Kampf ums Dasein erworbenen Veränderungen erst die postembryonalen Stadien treffen, also auch dann, wenn sie durch Vererbung dauernd geworden sind, in der Ontogenie verhältnissmässig spät zur Erscheinung kommen. Wenn indessen auch schon sehr frühe, z. B. in der Furchung oder in der Blätterbildung bei verwandten Thieren Verschiedenheiten zur Beobachtung gelangen, so ist das doch kaum bei den Species einer Gattung der Fall, sondern höchstens zwischen Thieren, die auch durch anatomische Merkmale weiter voneinander getrennt, in verschiedene Gattungen oder Familien vertheilt werden müssen, die also durch eine frühere Spaltung aus gemeinsamem Stamme hervorgingen; Beispiele dafür sind alle diejenigen Thiere, die sich durch directe (abgekürzte) Entwicklung von ihren Verwandten mit Larvenentwicklung unterscheiden, so bei den Decapoden, Lumbriciden, Hirudineen etc. Ganz das Entgegengesetzte beobachtet man bei der Gattung Peripatus. Die

Gattung Peripatus ist eine so in sich abgeschlossene, wie wenige andere im Thierreich; die einzelnen Species unterscheiden sich, abgesehen von Aeusserlichkeiten wie Grösse, Färbung, Zahl der Extremitätenstummel, hinsichtlich ihrer Organisation fast gar nicht voneinander; was von Unterschieden aufzufinden ist, wie z. B. das Vorhandensein oder Fehlen accessorischer Drüsen am Geschlechtsapparat, würde selbst dem eingefleischtesten Systematiker und Gattungsmacher kaum genügend Grund bieten, die Gattung in mehrere zu spalten. Ebensowenig wird der Gedanke wahrscheinlich gemacht werden können, dass die verschiedenen Species der Gattung sich selbständig, unabhängig voneinander aus ebenso viel ähnlichen, aber schon specifisch verschiedenen Vorfahren heraus entwickelt haben; denn dafür ist die Organisation wiederum zu gleichförmig und dabei so absonderlich und abweichend von anderen Thieren, die wir in die nächste Nähe stellen könnten, dass wir wohl einen monophyletischen Ursprung der Gattung annehmen müssen; wenigstens mussten die Vorfahren, wenn es mehrere Species waren, eine, abgesehen von Grösse etc., ganz identische Organisation besitzen. Und diese Gleichförmigkeit der Bildung hat sich bewahrt trotz des offenbar hohen Alters der Gattung, das aus der geographischen Verbreitung allein erschlossen werden kann, trotz der verschiedenen Klimate, in denen die Thiere leben, trotz der differenten und mannichfach wechselnden Lebensbedingungen, denen sie daselbst unterworfen sind, wo doch zweifellos Anstösse und Gelegenheiten zu Abänderungen wesentlicher Eigenthümlichkeiten kaum gefehlt haben werden. Und bei diesen, man kann mit Recht sagen, conservativen Thieren finden wir nun hinsichtlich der Embryonalentwicklung Verschiedenheiten, wie wir sie sonst nicht einmal bei verschiedenen, verwandten Gattungen zu finden gewohnt sind. Ueber die Ursachen dieser Unterschiede Rechnung abzulegen, wird allerdings sehr schwer sein.

Manches davon wird sich, wie ich hoffe, bei genauer Untersuchung noch in wohlgefällige Uebereinstimmung auflösen und vielleicht können die folgenden Zeilen zur Klärung einiges beitragen; ohne diese Hoffnung würde ich kaum wagen, die wenigen an spärlichem Material gemachten eigenen Beobachtungen an P. novaezealandiae in Rücksicht auf ihre Lückenhaftigkeit in Verbindung zu bringen mit den nicht weniger ungenügenden Angaben bisheriger Untersucher dieser Art und des P. capensis.

Was zunächst Peripatus novaezealandiae betrifft, so besitzen wir nur von Hutton Angaben, die sich auf die früheren Entwicklungsphasen beziehen[22]). Soweit seine Mittheilungen in den Rahmen unseres Themas gehören, sind sie höchst dürftig; er sagt: „On passing the vesiculae seminales it (the ovum) becomes fecundated, and total segmentation ensues; a tough hyaline envelope, or chorion, now forms round the ovum. Owing to the toughness of this chorion and the opacity of the vitellus, the earlier stages of development are difficult to follow; but I believe that it commences by a thickening of the blastoderm at the head, which gradually extend backwards, and the contents of the ovum assume a reniforme shape.“ Später, wenn man den Embryo abpräpariren kann, liegt er mit der Bauchfläche dem Dotter zu, um diesen herumgekrümmt. „The formation of the limbs begins in front, and extends backward; they commence as hollow, slightly constricted protuberances formed of two layers of cells. The intestinal canal is at first slightly extended laterally towards the hollows of the legs.“ Alle übrigen Angaben beziehen sich auf spätere Stadien. Wie man sieht, stimmt seine kurze Beschreibung der Bildung der Körperform, der Extremitäten und des Darmkanals überein mit den für P. Edwardsii oben gegebenen Darstellungen; die Bildung der Keimblätter als Verdickung des Blastoderms ist nur Vermuthung und so bleibt nur die Angabe über die Furchung des Eies zur Discussion übrig. Das grosse, ganz von festem Nahrungsdotter erfüllte Ei macht ganz den Eindruck der Arthropodeneier; der Dotter besteht aus grossen Schollen und rundlichen Körnern und wird in Alkohol sehr spröde. Erst in der allerletzten Zeit kam ich in den Besitz einer grösseren Zahl leider sehr schlecht erhaltener Exemplare von P. novaezealandiae, an denen ich aber doch noch die Angaben Hutton's hinsichtlich der Furchung bestätigen konnte; ich fand wenigstens Eier, die ganz das Aussehen von Hutton's Abbildung zeigen; sie sind eine Morula, aus grossen dotterreichen Kugeln bestehend, deren oberflächlich liegende rundlich vorragen. Es scheint demnach, dass sich das Ei von P. novaezealandiae trotz des grossen Nahrungsdotters doch bezüglich der Furchung genau wie das anderer Arten verhält und sich in dieser Beziehung

[22]) F. W. Hutton: „On Peripatus novaezealandiae.“ Ann. and Mag. Nat. Hist. Ser. IV, vol. XVII. 1876.

am ehesten mit den Myriapodieneiern vergleichen lässt, bei denen durch Metschnikoff[23]) ebenfalls eine totale Furchung nachgewiesen wurde. Auch bezüglich der Blastodermbildung dürften wohl die Beobachtungen dieses Forschers auf das Ei des neuseeländischen Peripatus übertragen werden; zwar konnte ich die weitere Furchung nicht verfolgen, allein in einem etwas späteren Stadium findet man die grossen Dottersegmente überzogen von einer dünnen Schicht dotterfreier kleiner Zellen, jede mit deutlichem Kern, welche auf einer Seite des ovalen Eies dichter gedrängt und höher sind als an den andern Theilen, wo sie ganz flach eine dünne Membran darstellen. Dadurch ist die Eioberfläche wieder glatt geworden. Auf Querschnitten findet man noch die grossen, unregelmässig polyedrischen Dottersegmente, den früheren Morulazellen an Grösse entsprechend, und in jedem derselben ein Gebilde, das sich in Picrocarmin roth färbt und wohl als Zellkern angesehen werden muss. Die Gestalt der Kerne ist freilich sehr unregelmässig, ihre Contouren sind unscharf, und sie sehen eher wie kleine Protoplasmafetzen aus; da sie jedoch in allen untersuchten Eiern dieses Stadiums vorhanden sind und sich deutlich von den gelben ungefärbten Dottermassen auszeichnen, so muss man sie wohl als Kerne der inneren grossen dotterreichen Zellen betrachten. Diese letzteren sind ohne Frage als Entoderm aufzufassen, das sich hier gleich nach der Furchung vom Ectoderm separirt. In späteren Stadien vermehren sich die Elemente des Entoderms und sie scheinen, indem sie gegen die Peripherie hinrücken, ihren Dotter allmählich aus sich abzuscheiden oder umgekehrt, das wenige Protoplasma sammelt sich um den Kern und rückt mit ihm unter Zurücklassung des Dotters an die Oberfläche; man findet sie daselbst zunächst noch als ziemlich grosse Zellen mit deutlichen Membranen, die sich aber nach der centralen Dottermasse hin zu öffnen scheinen; später verlieren sie allen Dotter, werden klein und platt, ein Zustand, auf welchem sie lange Zeit hindurch bis in späte Embryonalstadien zu finden sind. Es existirt nämlich bei dieser Art Peripatus lange kein Darmlumen, sondern der Darm ist vollgepfropft mit Dotter, welchen das Entoderm als feine Membran, aus Plattenzellen gebildet, umspannt.

[23]) Elias Metschnikoff: „Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha)“ in: Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie, Bd. 24, und Derselbe: „Embryologisches über Geophilus.“ Ebenda Bd. 25.

Das „Chorion“, von dem Hutton spricht, ist eine glashelle, aber sehr feste Membran, die auch in conservirtem Zustand zäh, und wenn man das Ei zum Schneiden in Paraffin einbettet, sehr spröde wird; sie entspricht vielleicht der Membran, die auch bei den westindischen Peripatusarten von dem Ei nach der Befruchtung abgeschieden wird; während sie aber bei diesen nach beendigter Furchung wieder aufgelöst und resorbirt wird, bleibt sie dort die ganze Embryonalzeit hindurch bestehen, wodurch die älteren Embryonen von P. novaezealandiae noch mehr zusammengeknäuelt werden, als die von P. Edwardsii. Ich war übrigens an dem neuerdings erhaltenen Materiale noch in den Stand gesetzt, die Beobachtung zu machen, dass die zur Geburt reifen Jungen von P. novaezealandiae nicht, wie ich früher beim Mangel jeder Maassangaben dachte, vom Volumen des Eies, sondern bedeutend grösser sind, wobei die Eihaut sich der Grössenzunahme entsprechend dehnt. Indessen kann diese Grössenzunahme leicht erklärt werden, ohne dass man nöthig hat anzunehmen, die Embryonen nährten sich noch von anderen Dingen ausser ihrem Nahrungsdotter. Letzterer ist ein ungemein concentrirtes Baumaterial für Protoplasma, das bei seiner allmählichen Umwandlung in solches, wohl auch in Folge bedeutender Wasseraufnahme bei diesem Vorgang einen viel grösseren Raum wird einnehmen können; dazu kommt, dass durch keine harte Eischale eingeschlossen sowohl die Gewebe, als auch die Hohlräume des Körpers in ihrer Ausdehnung nicht gehindert sind.

Die ferneren Beobachtungen, die ich an Embryonen vom neuseeländischen Peripatus machen konnte, sollen im Anschluss an die Besprechung der über P. capensis bekannt gewordenen Entwicklungsvorgänge mitgetheilt werden, wo wir dieselben vielleicht zur Beseitigung von Widersprüchen gebrauchen können.

Die Angaben, welche Moseley[24]) bezüglich der Embryologie von P. capensis macht, betreffen spätere Stadien, bei denen die Extremitäten schon grossentheils, wenigstens in der ersten Anlage aufgetreten sind, sodass wir dieselben erst später zu berücksichtigen brauchen; im Allgemeinen ist die Uebereinstimmung zwischen ihm und meiner Darstellung ziemlich weitgehend.

---

[24]) H. N. Moseley: „On the Structure and Development of Peripatus capensis.“ Phil. Transact. of the Royal Society. London, vol. 164, 1874.

Die jüngsten Stadien von P. capensis hat Balfour gefunden und theilweise untersucht; in seinem Nachlass fanden sich noch einige Exemplare, die von Moseley und Sedgwick abgebildet wurden, ohne jedoch bis jetzt zur Untersuchung durch Querschnitte verwendet zu sein. Die Schilderungen, welche in der unten citirten Abhandlung [25]) von diesen Embryonen gegeben wird, ist in Kürze folgende: Der jüngste Embryo (*A*) (von 0,48 mm Länge) ist oval, beinahe rund; ein länglicher „Blastoporus“ nimmt auf der Ventralseite etwa das mittlere Drittel ein und führt in das „Archenteron“; hinter dem „Blastoporus“ liegt in seiner Fortsetzung ein undurchsichtiges Band. Der nächste Embryo (*B*) (0,7 mm lang) ist länglich-oval; der „Blastoporus“ ist stark verlängert und seine Ränder nähern sich in seinem mittleren Theil; die dunkle Gewebsmasse hinter dem „Blastoporus“ hat sich vergrössert, und vor derselben liegen jederseits des „Blastoporus“ drei „Mesoblastsomiten“. Das folgende Stadium (*C*) hat sich noch mehr in die Länge gestreckt, der „Blastoporus“ ist in seinem mittleren Theil fast geschlossen, die „Mesoblastsomiten“ haben sich auf fünf oder gar sechs vermehrt. Die Zeichnung des nächst älteren Embryos (*D*) rührt von Balfour selbst her und ist offenbar eine oberflächliche Skizze. Der „Blastoporus“ hat sich in zwei Oeffnungen geschieden, deren vordere spaltförmige als „embryonaler Mund“, deren hintere etwas weitere als „embryonaler After“ bezeichnet wird. Von letzterem zieht ein feiner Spalt nach hinten, der sich kurz vor dem Hinterende des Embryos wieder verbreitert. Wir erfahren aber, dass diese Bildungen nur oberflächliche Einsenkungen sind, die nicht in das „Archenteron“ eindringen. Die opake Gewebsmasse umgibt diese Einsenkungen, steht aber nicht in so inniger Berührung mit den sechs „Mesoblastsomiten“, deren vorderste nun ganz am Vorderende des Embryos liegen; die Länge des Embryos ist 1,32 mm. Im darauffolgenden Stadium (*E*) beginnt das Hinterende sich ventralwärts einzukrümmen; der Mund ist grösser und rund geworden und liegt zwischen dem zweiten Somitenpaar; ebenso hat sich der After vergrössert, und von ihm zieht eine Rinne nach hinten, die aber keine Ausweitung mehr an ihrem Hinterende besitzt. Es sind dreizehn „Somiten“

[25]) The Anatomie and Development of Peripatus capensis by the late Francis Maitland Balfour etc. Quart. Journ. Micr. Sc., new ser. vol. XXIII (herausgegeben von Moseley und Sedgwick).

vorhanden, „die noch ganz getrennt sind voneinander und offenbar nicht mit dem Mesenteron communiciren". Das „Epiblast" im ventralen Mittelfeld ist sehr dünn und besteht aus einer einzigen Lage platter Zellen, während das ebenfalls einschichtige „Epiblast" des Rückens aus cubischen Zellen besteht; die Länge des Embryos ohne die Krümmung beträgt 1,12 mm.

Ausser diesen Uebersichtsbildern werden noch drei Querschnitte nach Zeichnungen Balfours mitgetheilt, die dem Stadium *D* entnommen sind; „they tend to show, as he (Balfour) stated in the letter referred to above (an Professor Kleinenberg) that the mesoblast originates as paired outgrowths from the hypoblast, and that theese outgrowths are formed near the junction of the hypoblast with the epiblast at the lips of the blastopore." Fig. 42[26]) ist ein Schnitt durch den „Blastoporus" (hier müsste wohl Mundöffnung stehen, K.) und zeigt jederseits eine kleine Mesodermtasche, durch einige Zellen in Verbindung mit dem Entoderm stehend; rechts im Schnitt sieht es aus, als sei die Mesodermtasche eine Ausstülpung des Entoderms. In Fig. 40, ein wenig weiter vorn, sind die Mesodermblasen ganz isolirt, und der in Fig. 41 wiedergegebene Querschnitt vor der Mundöffnung tangirt noch die Mesodermblasen, von denen die rechts liegende nur noch durch zwei Zellen angedeutet ist, während die linke, in grösserer Ausdehnung getroffen, wieder eine lockere Verbindung mit einem kleinen Zellenhäufchen zeigt, die als Entodermzellen characterisirt sind. Das Entoderm ist in all diesen Schnitten vom Ectoderm abgehoben, sodass die kleinen Mesodermblasen in einen weiten Hohlraum hineinhängen oder frei in demselben liegen.

Die von Balfour auf Grund dieser Schnitte gewonnene Anschauung, dass die Mesodermanlagen durch Ausstülpungen des Urdarms jederseits erzeugt würden, scheint schon bei den Herausgebern seines Nachlasses in Folge eigener Untersuchungen nicht ganz getheilt zu werden, denn es wird von ihnen der hinter dem „Blastoporus" gelegenen Zellenmasse ein wesentlicher Antheil an dem Aufbau des Mesoderms zugesprochen. Sie sagen von ihr, die bei durchfallendem Licht als undurchsichtige Stelle erscheint: „This opacity

---

[26]) Die Hinweise auf diese drei Figuren sind in der citirten Abhandlung offenbar verwechselt: Statt Fig. 40 muss es 42 heissen, statt 41 muss Fig. 40 stehen und mit Fig. 42 im Text ist Fig. 41 gemeint.

is due in each case to a proliferation of cells of the hypoblast, and, perhaps, from the epiplast(?).“ „There can be no doubt that the mesoblast so formed gives rise to the great majority of the mesoblastic somites.“ Damit in schroffem Gegensatz stehen die Worte, welche als erstes Resultat der Untersuchung kurz erklären: „The greater part of the mesoblast is developed from the walls of the archenteron.“ Dieser Zwiespalt findet seine Lösung nur in der Anschauung der beiden Forscher (Moseley und Sedgwick) dass die hinter dem „Blastoporus“ erscheinende Gewebsmasse ein Theil, eine Fortsetzung des Blastoporus sei, der nur nicht als wirkliche Oeffnung zur Entwicklung gekommen, sondern wegen der späten Ausbildung des Körpertheils, in dem er auftritt, rudimentär geblieben sei. An Stelle eines wirklichen Spaltes, der in das Archenteron führt, ist ihrer Meinung nach die tiefe Furche getreten, die vom Ende des gut entwickelten „Blastoporus“ nach hinten zieht. Sie vergleichen diese Stelle mit dem Primitivstreifen der Wirbelthiere und der Ventralrinne der Insectenembryonen. Doch auch diese Anschauung scheinen sie verlassen zu haben; denn in einer weiteren Publication Sedgwick's[27]) ist keine Rede mehr von den Ausstülpungen des „Archenterons“, sondern er spricht hier nur noch von einem „Primitivstreifen“, der hinter dem „Blastoporus“ liegt und lässt das ganze Mesoderm von demselben herstammen: „In Peripatus, the mesoblast arises behind the blastopore from the primitive streak, and grows forward as two bands, exactly as in worms; but it arises from a primitive streak.“ Gegen diese Anschauung ist absolut nichts einzuwenden, und sie stimmt genau mit meiner Darstellung überein. Nach dem 4. Punkt seiner Definition von „Primitivstreifen“ (l. c. pag. 39) leitet er wohl jetzt auch bei Peripatus capensis den „Primitivstreifen“ vom Ectoderm ab, entgegen der oben citirten Ansicht.

Bezüglich der Entstehung des Mesoderms scheint demnach für die Gattung Peripatus Uebereinstimmung zu herrschen; es nimmt, wie ich ausführlich dargelegt habe, seinen Ursprung von einer dem Hinterende genäherten Einwucherung von Zellen, die dem Ectoderm entstammen, und wächst in zwei symmetrischen Streifen nach vorn, jederseits vom Darm, worauf von vorn nach hinten segmentale

[27]) Adam Sedgwick: „On the Origin of Metameric Segmentation and some other Morphological Questions.“ Separatabdruck aus: Quart. Journ. Micr. Sc. for January 1884.

Höhlungen in ihm auftreten: Die Einsenkung, die bei Peripatus capensis eine langgezogene Rinne mit einer Ausweitung am Ende darstellt, entspricht wohl der auch bei P. Edwardsii vorkommenden Einsenkung, die äusserlich die Einwucherungsstelle andeutet. Durch das Vorwachsen der Mesodermhälften erklärt es sich auch, warum bei jüngeren Stadien von P. capensis (nach den Abbildungen Moseley's und Sedgwick's) die vordersten Mesoderm-„Somiten“ vom Vorderende entfernt, bei älteren dagegen ganz dicht an demselben liegen; sie werden durch das nachwachsende Mesoderm nach vorn geschoben. Die Verbindung, welche Balfour in seinen Schnitten zeichnet, ist eine Andeutung dafür, dass auch hier die verschiedenen Gewebstheile künstlich voneinander abgehoben sind, und nur an einzelnen Stellen noch aneinander hängen blieben; im normalen Zustand wird wohl das Entoderm überall dem Ectoderm dicht angelagert sein, und seitlich, etwas ventral, schieben sich die Mesodermstreifen mit ihren Höhlungen dazwischen; sicherlich wird Niemand die einzige Fig. 42 von Balfour für beweiskräftig hinnehmen, da auch sie die von diesem Forscher gewollte Entstehung des Mesoderms nicht sehr deutlich illustrirt.

Eine andere Frage ist die: Mit welchem Recht wird der Spalt, der auf der Ventralseite der jungen Embryonen von Peripatus capensis vorhanden ist, und der in das „Archenteron“ führt, als „Blastoporus“ bezeichnet? Wir erfahren über ihn, dass aus seinem vorderen Theil der Larvenmund, aus seinem hinteren Theil der Larvenafter hervorgeht, während die Mitte sich schliesst. Ein ähnliches Gebilde und ein solcher Vorgang kommt in der Entwicklungsgeschichte der westindischen Peripatusarten nicht vor. Hier entsteht Mund und After getrennt voneinander, in bei weitem späterem Stadium, als das ist, in dem bei P. capensis der Spalt schon gut entwickelt ist. Sobald sich aber bei dieser Art Mund und After separirt haben, zeigen sie genau dieselben Lagebeziehungen wie bei P. Edwardsii: der Mund am Hinterende der Kopfsomiten, der After vor dem „Primitivstreifen“ Sedgwick's. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass Mund und After bei beiden Arten homologe Bildungen sind, denn es würde unsere ganzen Anschauungen über Verwandtschaft, Phylogenie und jeden Versuch, allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen, über den Haufen werfen, wenn das Gegentheil wahr wäre. Wenn bei zwei Arten einer und der-

selben Gattung Mund und After einmal aus Theilen des „Blastoporus“ hervorgehen, das andere Mal Neubildungen sind, so sind wir ausser Stand, diese Dinge zu identificiren. Es wird aber keinem Embryologen einfallen, Mund oder After von Peripatus Edwardsii „Blastoporus“ zu nennen, denn ihr Auftreten fällt in eine Zeit, wo bereits alle drei Keimblätter gut differenzirt sind; wo aber ein Blastoporus auftritt, ist es eine Bildung, welche die Anlage der inneren Blätter, zunächst des Entoderms bedingt, und wo er nicht von Anfang an erscheint, kommt er überhaupt nicht mehr zur Entwicklung. Es kann darum von einem Blastoporus auch eigentlich nur die Rede sein, wo durch Einstülpung oder auch durch Umwachsung eine Gastrula gebildet wird, und man mag wohl versuchen, andere Entwicklungsweisen des zweischichtigen Keimes auf diese Typen zurückzuführen; ob man aber ein Recht hat, den Larvenmund, der z. B. in einer Planula der Hydromedusen secundär durchbricht, Blastoporus zu nennen, weil er an der Stelle auftritt, von der durch Einwucherung das Entoderm entstand, oder weil er dem Mund anderer Coelenteraten homolog sein muss, scheint mir sehr zweifelhaft. Um dennoch den so entstandenen Mund mit demjenigen anderer Coelenteraten, die sich durch regelmässige Gastrulation entwickeln, homolog setzen zu können, muss man umgekehrt annehmen, der ursprüngliche Vorgang der Blätterbildung sei der, wie er durch neuere Arbeiten von Claus, Merejkowsky[28]) u. A. für die Eier verschiedener Crospedoten nachgewiesen wurde und die Einstülpung sei der secundäre, abgekürzte Weg.[29]) Damit stimmt überein, dass bei den niedrigsten Metazoen, den Spongien, wie längst klargestellt, eine ächte Gastrulation nicht vorkommt und die Ein-

[28]) C. Claus: „Die Entwicklung des Aequoriden-Eies“, in: Zool. Anzeiger, 5. Jahrg. No. 112. — C. de Merejkowsky: „Histoire du développement de la Méduse Obelia“, in: Bull. Soc. Zool. France, tom. 8.

[29]) Es war bisher fast bei jeder Embryonalentwicklung die leidige Frage aufgeworfen worden, ob Invagination, ob Delamination, und auch Claus und Merejkowsky suchen die Bildung des Entoderms, wie sie es für Aequorea und Obelia übereinstimmend nachgewiesen haben, mit einem der beiden Typen in Einklang zu bringen; sie sind geneigt, es als abgeänderte Invagination zu betrachten; Balfour wägt in seiner „Vergleichenden Embryologie“ eine Menge Gründe gegeneinander ab, welche von beiden Bildungsweisen die primäre sei und ob und wie dieselben auseinander hervorgegangen sein könnten. Es kann hier nicht die Frage discutirt werden, ob eine der genannten Gastrulaformen

stülpung auch bei den Cnidarien, wenn überhaupt, erst bei höheren Formen und immerhin selten auftritt.

Es wurde aber in vielen Arbeiten der neueren Zeit in anmuthiger Verwirrung überhaupt jede zuerst am Embryo auftretende Oeffnung Blastoporus genannt, und das scheint auch für Peripatus capensis zu gelten. Ich nehme sofort diesen Satz zurück, wenn nachgewiesen wird, dass das Entoderm des Embryos von P. capensis durch Einstülpung einer einschichtigen Blastosphaera zu Stande kommt, bei welcher die schlitzähnliche Oeffnung die Einstülpungsstelle ist; aber ich vermuthe, dass hier das Entoderm ebenso entsteht, wie bei P. Edwardsii, und dass der „Blastoporus" hier eine secundäre Oeffnung des früher schon vorhandenen Darmlumens nach der Aussenwelt ist. In dem jüngsten Stadium, das von Moseley

---

jemals den Uebergang zwischen Protozoen und Metazoen vermittelt habe; es scheint auch, als ob alle über dieses Thema vorgebrachten Meinungen so ziemliche gleiche Berechtigung haben. Gerade desshalb aber kommt es mir gar nicht unplausibel vor, anzunehmen, die Art der Keimblätterbildung, wo an einem Pol der Blastosphaera eine Zellenwucherung auftritt, welche die Furchungshöhle ausfüllt, und dann durch Spaltbildung die Darmhöhle in sich entstehen lässt, sei eine solche, von der aus die anderen alle abgeleitet werden könnten. Entspricht gleich von Anfang der Zelleneinwucherung eine Einsenkung der Oberfläche, vielleicht durch einen gewissen Zug veranlasst, so führt das zur Einstülpung hin; bleibt die Einwucherungsstelle nicht localisirt, sondern knospen die sämmtlichen Zellen der Keimblase, so haben wir die Abspaltung; wird die Einwucherung derart in frühe Stadien zurückverlegt, dass gar keine Furchungshöhle auftritt, so entsteht eine solide Morula, deren Zellen sich in zwei Schichten sondern, u. s. w. Dabei kann natürlich immer noch die Frage discutirt werden, welcher von diesen Bildungsmodis wirklich der primäre war; ich möchte nur die Einstülpung als abgekürzten Vorgang hinstellen. Der Umstand, dass die erwähnte Form der Blätterbildung bei der offenbar niedrigen Gruppe der Coelenteraten vorkommt, während Invagination daselbst in reiner Form relativ selten ist, spricht für die vorgetragene Ansicht, und ich bin überzeugt, dass die Fälle solcher Planulabildung sich bald vermehren werden. Es würden sich dann auch grosse Erleichterungen für das Verständniss der verschiedenen Formen der Mesodermbildung ergeben, das in der einen oder anderen Weise aus der indifferenten eingewucherten Zellenmasse sich differenzirt, durch secundäre zeitliche Verschiebung bald sehr früh als wohl erkennbare Zellen, oder als paarige Wülste von der gemeinsamen Bildungsstätte aus oder erst nach Auftreten einer Höhlung, durch Ausstülpung von den Wandungen derselben, oder auch als Wanderzellen und so fort. In diesem Falle würde die durch Einstülpung entstandene Oeffnung freilich ihre gewichtige Bedeutung verlieren, sie wäre nur eine Modification einer Einwucherung; bleibt sie bestehen, so kann sie dem durch Durchbruch der

und Sedgwick gefunden wurde, existirt hinter der Oeffnung die wohl entwickelte Einwucherungsstelle, ganz wie bei den westindischen Arten, und wenn es den genannten Herren gelingt, jüngere Stadien zu finden, so werden darunter auch solche sein, die wohl den „Primitivstreif" und eine von Entoderm ausgekleidete Darmhöhle, aber noch keinen „Blastoporus" haben.

Die Ansicht basirt nicht nur auf den bei Peripatus Edwardsii gefundenen Thatsachen, sondern auch auf der scheinbar so weit davon abweichenden Entwicklung des Peripatus novaezealandiae; ist in beiden extremen Fällen die Entstehung der Keimblätter gleich, so wird es bei der Zwischenform wohl auch nicht anders sein. Ein Blastoporus wäre die Oeffnung auf der Ventralseite des jungen Embryos von Peripatus capensis nur dann, wenn sie durch Einstülpung eines Theils der Blastosphaera zu Entoderm entstanden wäre, wobei

---

Darmhöhle nach aussen entstehenden Mund entsprechen, was eine weitere Abkürzung ist; sie kann sich aber auch schliessen, und der Urmund kann ebenso wohl an anderer als an derselben Stelle auftreten, oder sie kann auch zum After werden. Setzt man alle diese primären Mundöffnungen homolog, so geht daraus nur hervor, dass die Bildungsstätte der inneren Blätter, speciell des Entoderms, nicht bei allen Thieren an derselben Stelle (in Beziehung zu den späteren Lagerungsverhältnissen der Larve oder des Embryos) liegt; setzt man aber diese Bildungsstelle in allen Beziehungen homolog, so begegnen wir der enormen Schwierigkeit, den Mund eines Thieres bald mit dem Mund, bald mit dem After eines anderen identificiren zu müssen, bald auch keins von beiden zu können. Bei den durch Delamination entstandenen Planulaformen haben wir ja gar keinen Anhaltspunkt für die Bestimmung des Ortes, wo Mund oder After auftritt, da hier das, was ich „Blastoporus" nenne, die Bildungsstätte der inneren Keimschichten, über den ganzen Embryo ausgebreitet ist. Es mag also wohl die Art und Weise der Blätterbildung miteinander verglichen und voneinander abgeleitet werden, aber der Bildungsort braucht nicht die homologe Stelle zu sein. Aehnlich spricht sich übrigens auch Ray Lankester an verschiedenen Orten aus, der in dem „Blastoporus" nur eine Oeffnung sieht, gebildet bei dem Process der Hypoblastbildung, die nie eine bestimmte Function gehabt habe. Man sollte darum, wie ich schon oben im Text gesagt habe (pag. 139), die Bezeichnung „Blastoporus" fallen lassen, da sicherlich diese einen grossen Theil der Schuld trägt an der Verwirrung, in der alle erst auftretenden Oeffnungen als Blastoporus miteinander identificirt werden, ohne Rücksicht, ob dieselben etwas zur Bildung innerer Blätter beitragen, oder nicht. Man spreche lieber von einer „Keimstelle" oder dergleichen, einem „Blastolocus" oder was man sonst mag; dass sich an derselben, wo sie localisirt ist, öfter ein Porus findet, ist nach der vorgetragenen Meinung secundär, und das ist es besonders, was ich hervorheben möchte.

wir ihre Beziehung zu dem Primitivstreifen ganz unberücksichtigt lassen können; denn dessen Zellenmasse könnte ja durch Wucherung an der hinteren Lippe des „Blastoporus" ihren Ursprung genommen haben. Beim neuseeländischen Peripatus findet man nun in einem sehr frühen Stadium schon, gleich nachdem ein einschichtiges Blastoderm den Dotter überzogen hat, auf einer Seite des Eies eine scheibenförmige längliche Verdickung desselben, die zunächst durch dichteres Aneinanderlagern und Umwandlung der platten Zellen des Blastoderms zu Cylinderzellen bewirkt wird; bald aber legen sich die Zellen in mehrere Schichten übereinander, dicker in der Mittellinie, nach vorn und hinten, sowie nach den Seiten dünner werdend; darunter findet man die früher im Dotter zerstreuten Kerne in grösserer Zahl der Eioberfläche genähert und im Beginn einer lockeren, epithelialen Anordnung, das Entoderm. Jene Verdickung des Blastoderms entsteht offenbar durch Zellenvermehrung des Ectoderms, denn die Kerne gleichen sich völlig und unterscheiden sich von den entodermalen Kernen; man bemerkt auch an den am stärksten verdickten Stellen, wo also die Zellenwucherung am ältesten ist, eine scharfe Linie, welche ein einschichtiges Ectoderm von den darunter liegenden mehrfachen Zellschichten trennt und sie an ihrem scharfen seitlichen Rand begrenzt; dadurch scheidet sich das Mesoderm vom Ectoderm. Noch aber ist keine Spur einer Oeffnung im Blastoderm zu bemerken; eine solche tritt erst auf, wenn in dem hier dünnen, blattförmigen Mesoderm, das wegen des mächtigen Dotters nicht grosse Ausdehnung annehmen kann, einige paarige Spalträume aufgetreten sind, die ersten Mesodermhöhlen; dann erst oder vielleicht auch gleichzeitig damit, nicht aber früher, entsteht im Ectoderm in der Mittellinie der Embryonalanlage ein Längsspalt; an seinen Rändern schlägt sich das Ectoderm nach innen, um die Mesodermanlagen, die dadurch entweder getrennt werden oder schon vorher paarig waren (das konnte ich an den wenigen Eiern nicht feststellen) herum und tritt in Verbindung mit den erst schwach entwickelten Entodermzellen. Durch den Spalt sieht man direct hinein auf den blossen Dotter. Der Spalt ist sehr schmal und an einem Ei, das aus einer Querschnittserie reconstruirt wurde, beträgt seine Länge $^1/_5$ desselben und reicht von der Mitte des Eies an nach vorn. Sein Vorderende reicht zwischen die beiden vordersten grössten Segmentblasen hinein und sein Hinterende überragt bei

weitem die hintersten der in der Fünfzahl vorhandenen Mesodermhöhlen. Die übrigen Verhältnisse dieses Stadiums haben für unsere Betrachtung weiter kein Interesse.

Wegen Mangel an Material war es mir nicht möglich, das Schicksal des beschriebenen Längsspaltes weiter zu verfolgen; ich kann daher nicht sagen, ob Mund oder After oder beide zugleich oder keines von beiden aus ihm hervorgeht. Da dicht an seinem Hinterende eine eigenthümliche Wucherung des Ectoderms nach innen sich findet, die vielleicht der Einwucherungsstelle der anderen Peripatusspecies entspricht, so läge die hintere Parthie des Spaltes in der Position des Afters, die vordere in der des Mundes und es ist nicht unwahrscheinlich, dass sein Schicksal dasselbe ist, wie bei Peripatus capensis. Denn dass diese Spalten in beiden Species dieselben Bildungen sind, wird wohl von Niemanden bezweifelt werden. Aus der mitgetheilten Entstehungsgeschichte aber bei P. novaezealandiae geht mit Sicherheit hervor, dass es hier kein „Blastoporus“ ist, sondern eine secundär zum Durchbruch gelangte Oeffnung, deren Beziehungen und Schicksal ja immerhin merkwürdig bleiben. Ich glaube nun, es ist keine allzu kühne Behauptung, wenn ich trotz aller Achtung vor den in der Peripatusgruppe vorkommenden Verschiedenheiten den „Blastoporus“ bei P. capensis ebenfalls für eine Oeffnung anspreche, die nach der Bildung einer von Entoderm ausgekleideten Darmhöhle zum Durchbruch kommt und mit der Entstehung irgend welchen Keimblattes durchaus nichts zu thun hat: es ist meinetwegen ein „Urmund“, welcher dem ersten Mund plus After der Embryonen westindischer Peripatusarten gleichwerthig ist.

Welches das Schicksal dieses Spaltes bei Peripatus capensis ist, kann nach den vorhandenen Darstellungen nicht mit Bestimmtheit angegeben werden; Moseley und Sedgwick vermuthen, dass der Mund und der After des erwachsenen Thieres daraus hervorgehen. Beides scheint nicht ganz correct zu sein; dass die vordere Abtheilung als Oeffnung bestehen bleibt, bezweifle ich nicht; da aber nach Moseley's eigenen Darstellungen die Mundhöhle und äussere Mundöffnung secundär ganz in derselben Weise durch Umwachsung durch Papillen zu Stande kommt, wie bei P. Edwardsii, so ist es auch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass diesem Process der andere vorhergeht, durch welchen die primäre Mundöffnung in die Tiefe gedrängt und zum Uebergang des Schlundkopfes in den

Darm wird. Der primäre After dagegen scheint auch bei P. capensis wieder zu verschwinden und Moseley hatte ganz vergessen, dass er früher schon[30]) bei älteren Embryonen von deutlicher Peripatusgestalt (vgl. seine Fig. 1 u. 2, Taf. LXXV) keinen After fand; er sagt positiv (pag. 772): „There is at yet no anus formed.“ Auch ich konnte an älteren Embryonen von P. novaezealandiae wohl einen Mund, der etwa dem in meiner Fig. 87 von P. Edwardsii entspricht, bemerken, aber in demselben Stadium keinen After, sodass im Schicksal dieser primären Bildung Uebereinstimmung zu herrschen scheint.

Es bleibt demnach nur das merkwürdige Verhältniss übrig, dass bei Peripatus capensis (und vielleicht P. novaezealandiae) der primäre Mund und After aus Theilen eines gemeinsamen Spaltes hervorgehen, während dieselben bei P. Edwardsii und torquatus getrennt voneinander entstehen, dass diese Anlagen hier klein und schwach entwickelt, dort dagegen von Anfang als mächtige Oeffnung angelegt sind. Da wir bei Peripatus Edwardsii überhaupt das Auftreten von Organen in verhältnissmässig späte Entwicklungsstadien verlegt finden, so werden wir das auch für Mund und After annehmen dürfen, und so müssen wir die gemeinsame Mund- und Afteröffnung für die Gattung Peripatus als das Primäre ansehen, von dem die separirte Entstehung der genannten Oeffnungen abzuleiten ist. Die offenbar erst im Lauf der Speciesausbildung erworbene Ernährungsweise des Embryos durch Placenta und Nabelstrang kann uns auch hier den Schlüssel zur Erklärung geben; durch dieselbe wurde das Auftreten des unnöthigen Mundes hinausgeschoben und allmählich das erste Stadium in dessen Bildung ganz eliminirt, wie wir ja überhaupt bemerken, dass bei Abkürzungen in der Entwicklung mit dem Verwischen oder Ausfallen der ersten Phasen begonnen wird; es treten also hier nur die beiden Endparthieen der primären Oeffnung, und diese sogar zeitlich nacheinander, als Mund und After auf. Nun könnte man einwenden, auch bei P. novaezealandiae ist das frühe Auftreten eines Mundes unnöthig, noch viel unnöthiger als bei P. Edwardsii, denn der Embryo besitzt ja bereits sein ganzes Nahrungsmaterial in sich. Ich kann dagegen nichts sagen, als dass auch bei P. Edwardsii die frühere Art der Bildung ganz wohl hätte bestehen bleiben können; dass sie das nicht that,

[30]) Phil. Transact., vol. CLXIV.

zeigt uns nur, dass in den Schicksalen von überflüssig gewordenen Organen selbst bei nächstverwandten Thieren weitgehende Variationen auftreten können, und dass man nicht gleich, wenn man im Stande ist, in dem einen Fall Gründe für dieses Verhalten aufzufinden, auch verlangen darf, in dem anderen Fall mit einer Erklärung bei der Hand zu sein. Es spielen dabei die sogen. „correlativen Abänderungen“ eine grosse Rolle, und wir haben noch lange keine genügenden Einblicke in derlei Vorgänge.

Vielleicht hat der Spalt, die primäre Oeffnung bei P. capensis, ihre grosse Bedeutung für die Ernährung des Embryos, über die wir freilich nichts genaues wissen; die Embryonen dieser Art sind in eine dünne helle Membran eingeschlossen, „in a single very thin pellucid envelope“, die vielleicht keine Eihaut ist, und mit der wir uns später noch beschäftigen werden; sie liegt nach den Abbildungen dem Embryo nicht fest an und scheint mit seinem Wachsthum, vielleicht nur durch Dehnung, sich zu vergrössern. Denn dass der Embryo bedeutend an Grösse zunimmt, geht aus den Abbildungen hervor und den von Moseley angegebenen Maassen. Das Ei scheint keinen eigentlichen Nahrungsdotter zu besitzen und da der Embryo bald stark wächst, so muss er ernährt werden durch von aussen gebotene Nahrung. Moseley beschreibt auch den Darm von Embryonen, die einige wenige Segmente erkennen lassen (Fig. 1 u. 2) als „filled with darkly pigmented rounded particles and fine granules. The tract assumes gradually a brick-red colour, which increases in intensity —.“ Man denkt hier unwillkürlich an die braunen Körnchen, die bei P. Edwardsii im umgewandelten Uterusepithel auftreten. Ja diese „yelk-mass“ bildete bei einem Embryo eine sattelartige Auftreibung im 7., 8. u. 9. Segment, die in anderen Stadien nicht gefunden wurde: „It possibly is not constant.“ Auf den Schnitten, die Balfour von einem jüngeren Stadium gibt, ist keine Spur einer solchen Masse zu erkennen, der Darm ist völlig leer, und auch die Zellen des Entoderms klein und hell. Woher kommt dieses Nahrungsmaterial? Doch sicherlich aus Abscheidungen aus dem Uterus, welche der Embryo activ aufnimmt; sie müssen durch die Membran hindurchdringen, vielleicht endosmotisch, und verwandeln sich erst im Embryo in geformte Substanz. Darauf ist aber noch nicht geachtet worden, und es ist darum werthlos, daraus Kapital zu schlagen für eine Erklärung der frühen Mundbildung;

keinesfalls kann dadurch der Umstand erklärt werden, dass Mund und After aus demselben Spalt hervorgehen.

Dennoch aber scheint diese erwähnte Art der Mund- und Afterbildung erst bei Peripatus oder seinem unmittelbaren Vorfahren aufgetreten zu sein, als abgekürzter Bildungsmodus, denn sie steht völlig vereinzelt da, und ist bereits bei einigen Peripatusarten aus secundär auftretenden Veranlassungen wieder verlassen worden; ebensowenig scheint sie sich bei höheren Formen, den Tracheaten, erhalten zu haben.

Ganz abzuweisen aber ist meiner Ansicht nach der weitausgeholte Versuch Sedgwick's,[31]) die Bildung von Mund und After bei Peripatus capensis zu vergleichen mit der physiologischen Differenzirung der einheitlichen Mundöffnung ausgebildeter Anthozoen (Peachia) zu einer Einströmungs- und Auswurföffnung durch Aneinanderlegen der Ränder in der mittleren Parthie; diese Bildung ist erst erworben im Stamm der Anthozoen und stellt eine ganz extreme Endform dar; Niemand wird der Meinung sein, dass man den Stammbaum des Peripatus direct auf diese Peachia zurückführen kann, sodass die bei dieser im ausgebildeten Zustand vorhandene (übrigens nur theilweise) Differenzirung in der Ontogenie des Peripatus wiederholt würde. Es ist überhaupt eine missliche Sache, Vorkommnisse bei Vertretern extrem ausgebildeter Zweige des Thierbaumes, ich möchte beinahe sagen kleiner dürr gewordener Wasserschosse, die da und dort herausgesprosst sind, aufeinander zu beziehen, und als beweiskräftig hinzustellen; man weist damit die Möglichkeit von der Hand, dass ähnliche Dinge öfter, ohne genetischen Zusammenhang miteinander, auftreten können. Gerade solche Formen aber sind ausserordentlich beliebt in weitgehenden Theorien, ich erinnere nur an Chaetognathen, Brachiopoden und den unvermeidlichen Amphioxus; dazu kommt nun noch Peripatus, von dem ich jedoch hoffe, seine Unbrauchbarkeit für derlei Speculationen nachgewiesen zu haben.

Soviel die drei Formen der Peripatusentwicklung betrifft, wie sie durch P. capensis, novaezealandiae und Edwardsii repräsentirt werden, so glaube ich, der Versuch, dieselben miteinander zu ver-

---

[31]) A. Sedgwick: „On the Origin of Metameric Segmentation etc." Quart. Journ. Micr. Sc. 1884.

gleichen, ist kein vergeblicher gewesen: wir haben gesehen, dass die zuerst auftretende Oeffnung nicht die Bezeichnung „Blastoporus" verdient, dass vielmehr die drei Embryonalblätter vorher schon differenzirt sind von einer Einwucherung aus dem Ectoderm (oder Blastosphaera), die auch im weiteren Verlauf der Entwicklung dem gesammten Mesoderm den Ursprung gibt. Dieses wächst von der indifferenten Keimstelle als zwei symmetrische Streifen nach vorn, die in sich von vorn nach hinten segmentale Höhlungen entstehen lassen; diese Höhlen stehen niemals in Verbindung mit dem Darmlumen noch auch dem Entoderm, mit Ausnahme der Bildungsstätte, wo alle drei Keimblätter ineinander übergehen. Auf späteren Stadien wird, wie es scheint, die Uebereinstimmung eine vollkommene. Dass dabei noch manche Fragen zu lösen übrig bleiben, soll keineswegs geleugnet werden; zunächst ist das merkwürdige Verhalten der Mundbildung bei P. capensis gegenüber P. Edwardsii zu erwähnen; ferner die noch völlig dunkle Ernährungsweise des Embryos, die Herkunft und Natur von dessen Hülle bei der Species vom Cap, sowie die Frage, ob auch bei den altweltlichen Arten das Auftreten der Organe in eine so späte Entwicklungsphase verlegt ist.

Ausserdem dürfen wir bei einer genauen Bearbeitung der neuseeländischen und Cap'schen Species interessante Aufschlüsse über die Furchung erwarten, und Beziehungen zwischen Eiern mit und ohne Nahrungsdotter, Verhältnisse, die uns bisher, besonders hinsichtlich der Furchung und Blätterbildung, sowie verwandter Fragen noch vielfach räthselhaft sind. Höchst merkwürdig bleiben die Verhältnisse dieser Embryonen auch dann, wenn sie sich bei weiteren Untersuchungen Punkt für Punkt aufeinander beziehen, resp. ableiten lassen, da sie innerhalb einer eng umgrenzten und isolirten Gattung in den Beziehungen zum mütterlichen Organismus und in ihrer eigenen Structur Abweichungen zeigen, die man in so beschränktem Rahmen sicherlich nicht erwartet hätte.

IV. Schlussbemerkungen.

Vergleichen wir den Embryo von Peripatus mit Embryonen anderer gegliederter Thiere, so fällt uns sofort die grosse Aehnlichkeit auf, welche derselbe mit jungen Stadien gewisser Arthropoden, besonders der Scorpione, Myriapoden und einiger Insecten besitzt,

worauf auch bereits von **Balfour** aufmerksam gemacht worden ist; ganz besonders frappant ist dieselbe, wenn wir die Fig. 8, Taf. XVII ins Auge fassen, die **Metschnikoff** von **Scorpio**[32]) gibt. Die wesentlichsten Unterschiede werden dadurch bedingt, dass die Embryonen der genannten Thiere als schmaler Streifen einem mächtigen Nahrungsdotter aufliegen, der bei P. Edwardsii und torquatus fehlt; auch bei P. novaezealandiae ist eine Abweichung bemerkbar, indem daselbst sehr bald durch Wachsthum des Bauchfeldes in die Breite die Seitentheile des Embryos, welche die Mesodermanlagen mit ihren segmentirten Taschen und später die Extremitätenvorragungen tragen, weit auseinander gerückt werden; dadurch liegt der Embryo nicht dem Dotter auf, sondern umfasst denselben derart, dass er ventral und dorsal von einer sehr dünnen Ento- und Ectodermschicht, lateral auch noch von den Mesodermmassen umfasst wird. Dennoch ist die Aehnlichkeit ungemein gross, selbst die Grössenverhältnisse der aufeinander folgenden Segmente stimmen völlig miteinander überein: Die beiden grossen Kopfanschwellungen, darauf das relativ kleine erste Rumpfsegment, dem das zweite grösste Rumpfsegment folgt, darnach alle anderen in abnehmender Grösse, endlich am Hinterende der noch ungegliederte Körpertheil.

Viel geringer sind die oberflächlichen Aehnlichkeiten mit den Embryonen der Anneliden, von denen nur diejenigen mit abgekürzter sogen. directer Entwicklung in Frage kommen könnten, da die mit wohl entwickelten Larven, vom Typus der Trochosphaera versehenen, in vielen Einzelheiten, besonders auch bezüglich der Kopfbildung weit von den bei Peripatus beobachteten Verhältnissen abweichen. Es bleibt hier zur Vergleichung zunächst nur die Segmentbildung und die Anlage innerer Organe. Da wir uns damit erst im nächsten Theil beschäftigen werden, so soll eine Vergleichung der Embryonalentwicklung des Peripatus mit derjenigen anderer Articulaten im Besonderen bis dahin verschoben sein, besonders da zu hoffen ist, dass wir dann auch Näheres über die Entwicklung anderer Peripatusspecies erfahren haben werden, was vielleicht mit benützt werden kann. Das einzige, was jetzt schon geschehen mag, ist, einige Fragen allgemeinerer Bedeutung zu besprechen, nicht um sie zu erledigen, sondern nur, um sie zur Discussion zu stellen.

---

[32]) **Elias Metschnikoff**: „Embryologie des Scorpions." Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXI.

Die erste derselben bezieht sich auf das, was ich in Vorstehendem als „Kopfsegment“ bezeichnet habe. Im Allgemeinen wird in der Embryologie der Arthropoden immer von einem „praeoralen Abschnitt und zwei Scheitellappen“ gesprochen, die von demselben ausgehen; Balfour sagt in seiner Vergl. Embryologie, pag. 363 (deutsche Ausgabe): „Die Scheitellappen (von Peripatus) gleichen im Allgemeinen denen der Arthropoden und weichen von den praeoralen Lappen der Chaetopoden oder der Discophoren ab. Sie sind auch nicht durch eine quere Einschnürung gegen die nachfolgenden Segmente abgegrenzt.“ Und doch zeichnet Moseley, auf dessen Figuren dabei Bezug genommen ist, eine deutliche Einschnürung selbst bei seinem jüngsten Embryo nnd vollkommen klare Abgrenzung bei allen folgenden. Wenn man diese Bildung bei Arthropoden bisher als „Scheitellappen“ bezeichnen konnte, so ist daran wohl der Umstand schuld, dass sie bei dem grossen Nahrungsdotter sich demselben flächenhaft auflegten; sie sind aber, wie ja auch Balfour meint, den gleichen Bildungen bei Peripatus homolog. Hier aber sind sie nichts anderes, als das älteste und vorderste Paar der segmentalen Mesodermtaschen und als solche das erste und älteste Segment des Körpers. Der „praeorale Abschnitt“ ist nichts Besonderes, sondern nur der mediane, mesodermfreie Theil desselben, der einen kleinen Blindsack des Darms enthält. Obwohl nun dieses Segment seiner Entstehung nach allen anderen des Körpers homodynam ist, glaube ich doch, es denselben gegenüberstellen zu müssen, da es sich in ganz anderer Weise umbildet und niemals Organe erzeugt, wie sie allen anderen Segmenten ausnahmslos eigen sind; es entstehen in ihm keine Segmentalorgane, keine Drüsenbildungen, auch keine Extremitäten; denn ob die Tentakel für Gebilde gehalten werden dürfen, welche den Extremitäten der Rumpfsegmente homolog sind, ist auch bei den übrigen Tracheaten, sofern man die Antennen derselben als gleichwerthige Bildungen durch die ganze Reihe hindurch auffasst, nicht ausgemacht. Es entstehen im Kopfsegment nur das obere Schlundganglion und die Sinnesorgane, ihm gehört der primäre Mund an, und seine Mesodermhöhle tritt nicht in Verbindung mit den übrigen Segmenthöhlen. Seine besondere Bedeutung zeigt sich recht deutlich bei den Scorpionen, wo es schon im ganz jungen Keim sich durch eine Querfurche von dem dahinterliegenden Rumpf abgliedert, der seinerseits sich wiederum gleichzeitig damit in Abdomen und Postabdomen

gliedert und erst dann von vorn nach hinten seine Segmentirung erhält. Dieses bei Peripatus einzige Kopfsegment scheint mir darum dem ganzen Kopf der Vorfahren des Peripatus zu entsprechen; ob es damit dem „praeoralen Lappen und den perioralen Theilen“ der Anneliden, resp. deren Larven homolog ist, ist eine andere Frage, die ich hier nicht zu beantworten versuchen will, da mich dies, bei der abweichenden Anschauung, die ich von der Entstehung des Annelidenkörpers in der Trochosphaeralarve habe, viel zu sehr in weitgehende Speculationen führen würde, die bei unseren bisherigen Kenntnissen der einschlägigen Vorgänge nicht genügend festen Boden hätten. Ich will nur noch erwähnen, dass ja vielfach der Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf angenommen wird, und dass nach der allgemein verbreiteten Ansicht das älteste Rumpfsegment an den eigentlichen Kopf angrenzt; das ist auch bei Peripatus der Fall; hier aber, wie so häufig, verschmilzt später das Kopfsegment mit mehreren (zwei) Rumpfsegmenten zu einer physiologischen Einheit, dem Kopf des ausgebildeten Thieres, dem auch die beiden Papillen zugerechnet werden müssen, auf deren Spitze die grossen Schleimdrüsen münden, ja der Schlundkopf rückt secundär noch viel weiter nach hinten in Rumpfsegmente hinein. Andererseits aber können, wie das durch Knospungserscheinungen an Anneliden nachgewiesen wurde, auch zwischen Kopfsegment und ältestem Rumpfsegment neue Somiten eingeschoben werden, wodurch der Kopf selbst segmentirt wird, ein Verhältniss, das auch für die Wirbelthiere zutreffen dürfte. Wichtig ist, dass nach Balfour's Angaben bei Spinnen die beiden auf das Kopfsegment folgenden Segmente später auftreten, als die weiter hinten liegenden, also sich zwischen Kopf und Rumpf einschieben, ein Verhältniss, das für das II. Segment bei Scorpio nach Metschnikoff's Abbildungen vielleicht ebenfalls zutrifft. Man kann dies für eine secundäre Segmentirung des Kopfes halten, wobei dann wahre Kopfsegmente die Stelle und Function von Rumpfsegmenten des Peripatus übernommen hätten. Wie dem auch sei, ich glaube, aus Vorstehendem kann man folgern, dass die Scheitellappen der Arthropoden, speciell der Tracheaten als ältestes Körpersegment oder Kopfsegment bezeichnet werden, und den Rumpfsegmenten gegenübergestellt werden dürfen.

Ein weiterer Punkt von allgemeiner Bedeutung ist die Bildung der Leibeshöhle von Peripatus. Ich habe, wenn auch nur noch

ganz kurz, da uns das später im II. Theil speciell beschäftigen wird, gezeigt, dass die Segmenthöhlen von Peripatus nicht dadurch, dass sie miteinander verschmelzen, zur definitiven unsegmentirten Leibeshöhle dieses Thieres werden, sondern dass sie sich ganz in den Lateralsinus und die Füsschen zurückziehen; ihre innere Membran hebt sich vom Darm ab, der dann als einfaches Entodermrohr ohne Darmfaserblatt in der so gebildeten Leibeshöhle liegt; alle mesodermalen Gebilde, welche später den entodermalen Darm umkleiden, gehen aus wenigen wuchernden oder frei wandernden Zellen hervor, die sich vom Mesoderm ablösen. Bei allen bisher von gegliederten Thieren gegebenen Darstellungen wird das Darmfaserblatt von der inneren Wand der Mesodermsomiten gebildet, die sich in toto dem Darm anlegt, sodass die definitive Leibeshöhle durch theilweise oder totale Verschmelzung der Segmenthöhlen zu Stande kommt; im ersten Falle bleibt ein dorsales und ventrales Mesenterium oder Dissepimente, oder beides bestehen, während im anderen Falle der Darm frei in der Leibeshöhle liegt. Die einzige abweichende Angabe macht Metschnikoff,[33]) wonach das splanchnische Mesoblast bei Myriapoden unabhängig von den Somiten entsteht. Seine Beobachtung bezieht sich indessen nur auf den Enddarm. Obwohl die Details dieses merkwürdigen Vorkommnisses bei Peripatus erst später folgen sollen, so lässt sich doch nach dem Gesagten schon soviel beurtheilen, dass wir es hier mit einer in der Wissenschaft ganz neuen Form der Bildung der Leibeshöhle zu thun haben, und es zeigt dieselbe, allerdings von ganz unerwartetem Standpunkt aus, wie sehr mit Recht die Hertwig'sche Coelomtheorie von verschiedener Seite angegriffen wurde. Man mag nämlich die Bildung der Mesodermhöhlen nach Belieben für eine Enterocoel- oder Schizocoelbildung halten, die Leibeshöhle des Peripatus ist keins von beiden, und man könnte sie darum höchstens als „Neutrocoel" in eine Erweiterung der genannten Theorie einreihen, wenn man dazu Bedürfniss fühlt. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass bei Arthropoden diese Art der Leibeshöhlenbildung bei genauem Zusehen noch öfter sich finden wird; die Schwierigkeit ist nur viel grösser, da in Folge des festen, grossen Nahrungsdotters alle Embryonaltheile dem-

[33]) Metschnikoff: „Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha)." Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXIV.

selben innerhalb der Eihaut fest aufgepresst sind und dadurch die Höhlenbildungen ungemein schmal und spaltförmig werden; möglicherweise kommt bei allen Tracheaten die unsegmentirte Leibeshöhle auf dieselbe Weise zu Stande, wie bei Peripatus, da die Segmenthöhlen überall die gleichen Beziehungen zu den Extremitäten und den Seitentheilen des Körpers zeigen; sie verlängern sich in erstere hinein, und diese Verlängerungen schnüren sich öfter ganz oder theilweise von dem Rest ab. Dass sie sich nicht theilweise zu Segmentalorganen umbilden, ist völlig verständlich, auch dass solche nicht einmal mehr in der Anlage auftreten, obwohl letzteres nicht ausgeschlossen ist. Denn Segmentalorgane, wie sie die Oligochaeten und auch noch Peripatus von den Vorfahren ererbt und erhalten haben, müssen für Thiere, welche die Lebensweise an feuchten Orten aufgegeben haben, sehr lebensgefährlich werden wegen der grossen Möglichkeit, dass die Thiere bei derartigen Communicationen der Leibeshöhle mit der Aussenwelt austrocknen. Wir wissen, wie leicht und schnell das bei den genannten Thieren trotz der Dichte ihrer Cuticula geschieht. Es werden sich daher die Excretionsorgane von diesem Typus rückgebildet haben, indem gleichzeitig andere Theile, Ausstülpungen des Darmcanals ihre Function übernahmen. Es scheint mir daher ein vergebliches Mühen, Reste oder Umbildungen der Segmentalorgane zu anderer Function bei Tracheaten zu suchen, da auch die nächst Verwandten unter den Lebenden schon weit von Peripatus entfernt sind.

Wir haben nun noch ein Organ zu betrachten, das in der Entwicklung von Peripatus Edwardsii und torquatus offenbar eine bedeutende Rolle spielt und in hohem Grade unser Interesse in Anspruch nehmen darf: Das Amnion und in Verbindung damit den Nabelstrang, wie ich diese Bildungen in Vorstehendem genannt habe. Ich wählte diese Bezeichnung rein in Bezug auf die Function der betreffenden Gebilde als Ernährungs- und Hüllorgan für den Embryo, ohne dadurch eine morphologische Beziehung ausdrücken zu wollen. Untersuchen wir indessen nun, ob diese Embryonalorgane vielleicht nicht doch eine allgemeinere Bedeutung haben könnten.

Nehmen wir das Amnion des Peripatus einfach als Embryonalhülle, den Nabelstrang als denjenigen Theil von deren Bildungsstelle, wo dieselbe mit dem Embryo noch längere Zeit in Verbindung bleibt und sehen zu, ob wir im Stande sind, dieselbe mit Embryonal-

hüllen anderer Thiere, besonders der Arthropoden zu vergleichen. Wir wissen durch eine grössere Zahl von embryologischen Arbeiten, dass bei den Tracheaten Embryonalhüllen weit verbreitete Bildungen sind; leider sind unsere Kenntnisse über die Entstehung derselben noch sehr mangelhaft und man muss gestehen, dass auch die Bekanntschaft mit den verschiedenen Formen, unter denen sie auftreten, wegen der geringen Zahl hinreichend gut untersuchter Gattungen und Arten noch manches zu wünschen übrig lässt. Es ist sehr wahrscheinlich, dass ausgedehnte, auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen vieles Neue und Interessante, vor allem fehlende Zwischenstufen zu Tage fördern würden; denn die Abweichungen in der Entstehung und Structur solcher Hüllen sind oft bei nahe verwandten Formen recht bedeutend, und es ist bis jetzt unmöglich gewesen, alle unter einen Gesichtspunkt zu bringen. Desshalb mögen die folgenden Zeilen auch nur als Versuch zu einer Lösung aufgefasst werden.

Bei den hinsichtlich ihrer Entwicklung viele Berührungspunkte mit Peripatus zeigenden Scorpioniden wissen wir durch Metschnikoff[34]), dass eine Embryonalhülle in der Form einer aus Zellen zusammengesetzten Membran, die später theilweise doppelt wird, den Embryo umgibt; an den Stellen, wo sie aus zwei Zellschichten besteht, sind dieselben durch feine Fäserchen miteinander verbunden; leider ist gleich hier unser Wissen über die erste Entstehung sehr mangelhaft. Metschnikoff kann nur die Vermuthung aussprechen, dass sie von Zellen des Ectoderms herrührt; sie tritt schon in sehr frühem Stadium, bald nach Bildung der Keimscheibe auf. Derselbe Verfasser beschreibt auch bei Chelifer[35]), einem Vertreter der Pseudoscorpioniden, eine in frühem Stadium den Embryo umgebende Eiweissschicht, welche bald in grösseren Klumpen angehäuft, bald in zahlreichen Tropfen zwischen Eihaut und gefurchtem Dotter liegt; später treten in ihr deutliche Kerne auf. Die Bildung sei nicht constant, wesshalb Metschnikoff annimmt, es komme bei Chelifer nicht zur Ausbildung einer wahren Hülle. Betrachtet man indessen seine Abbildungen, so zeigen dieselben aufs Klarste grosse Zellen

[34]) Embryologie des Scorpions, l. c.

[35]) Metschnikoff: „Entwicklungsgeschichte des Chelifer.“ Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXI.

mit deutlichem Kern, der Eihaut dicht anliegend, welche man gewiss als Embryonalhülle betrachten darf, besonders wenn man die ungenügende Untersuchungsmethode und das nach des Verfassers eigenen Angaben mangelhafte Material berücksichtigt. Unter den übrigen Arachniden werden für die Araneinen und Acarinen Hüllen angegeben, die in frühem Stadium, oft vor Beginn der Segmentirung als „Cuticularbildung“ abgeschieden und bei letzteren den Embryo nach dem Platzen der Eihaut als „Deutovum“ noch umgeben. Aehnliche „Cuticularmembranen“ kennen wir von Myriapoden, gleichfalls in frühen Stadien entwickelt, bald mit, bald ohne dorsalen Dornfortsatz zum Zerreissen der Eihaut; sie umhüllen ebenfalls noch den Embryo nach dem Verlassen der Eihaut. Bei einer Form aber, Polyxenus lagurus, erwähnt Metschnikoff[36]) eine Anzahl amöboider Zellen, die sich von der äusseren Oberfläche der Keimscheibe loslösen und auch in späteren Stadien noch vorhanden sind; er vergleicht dieselben den auch bei Acarinen und von ihm selbst bei einer Araneide gefundenen, „sich vom Keime ablösenden Eiamöben“; es scheint demnach, dass die Ablösung von Zellen aus dem Keim wohl noch öfter vorkommen dürfte.

Am besten bekannt sind die Embryonalhüllen bei den Insecten bezüglich ihrer Entstehung und Schicksale; allein schon bei den wenigen gut untersuchten Vertretern verschiedener Familien zeigen sich ganz beträchtliche Abweichungen, die sich zweifellos in der Folge noch vermehren werden. In dem als normal betrachteten Falle erhebt sich ringsum am Rande der Bauchplatte das Blastoderm zu einer aus zwei Blättern bestehenden Falte, die immer höher wird, bis sie über der Bauchplatte zusammenstossen; daselbst verschmelzen sie ganz wie bei der Amnionbildung der Wirbelthiere so, dass das äussere Blatt, die „seröse Hülle“ seine Vereinigung mit dem inneren, dem „wahren Amnion“ aufgibt, worauf die Bauchplatte von zwei geschlossenen Hüllen überdeckt wird. Der Dotter kann zwischen die beiden Hüllen eindringen. Mit der Umwachsung des übrigen Dotters durch das Blastoderm von den Rändern der Bauchplatte aus wird die Ringfurche, von der das Amnion sich erhebt, immer mehr nach dem Rücken zu verschoben, bis zuletzt noch eine enge Verbindung des inneren Dotters mit dem zwischen Amnion

36) Derselbe. „Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden etc.“

und seröser Hülle befindlichen übrig bleibt; wir können diese Stelle kurz als Rückennabel bezeichnen. Schliesst sich auch diese Oeffnung, so liegt der Embryo frei in zwei zelligen Membranen, welche einen Theil des Nahrungsdotters zwischen sich fassen können; (manchmal geschieht letzteres nur theilweise). Zunächst wird dieser äussere Dotter zum Aufbau des Embryos durch Resorption verbraucht, worauf auch die Hüllen selbst resorbirt oder wenigstens beim Ausschlüpfen zerrissen und abgeworfen werden. (Die Bildung des „Rückenorgans" aus einem verdickten Theil der „serösen Hülle" bei Hydrophilus und einigen anderen Insecten können wir einstweilen unbeachtet lassen.) Ganz verschieden von dem kurz skizzirten Bildungsmodus kommen die Embryonalhüllen bei den Libelluliden und den Hemipteren nach Brandt zu Stande.[37]) Hier wird zuerst der ganze Dotter vom Blastoderm umwachsen, das sich an einer Stelle zur Bauchplatte verdickt. Diese stülpt sich dann von ihrem hinteren Rande aus in den Dotter ein, wobei der dahinter liegende Theil des Blastoderms mitgezogen wird und die Bauchplatte überdeckt; dieser Theil, das „Amnion", wird sehr dünn und geht an der Einstülpungsstelle in den übrigen Blastodermtheil, der den Dotter umhüllt und als „seröse Hülle" bezeichnet wird, direct über; dieses Verhältniss bleibt nach Melnikoff[38]) bei den parasitischen Hemipteren bestehen, sodass der Embryo später daselbst vorgestülpt werden kann. Bei den anderen Hemipteren und Libelluliden schliesst sich aber die seröse Hülle an der Einstülpungsstelle zu einem geschlossenen Sack; daselbst verwächst secundär auch das Amnion mit ihr, sodass später eine Zerreissung an dieser aus einem Blatt bestehenden Stelle stattfinden muss, um den Embryo durch Ausstülpen zu entlassen. Amnion sowohl als seröse Hülle werden dabei nicht abgeworfen, sondern stellen nach der Ausstülpung des Embryos die Wand eines dorsalen Dottersackes, jenes den hinteren, diese den vorderen Theil dar und gehen, wie es scheint, in die dorsale Körperwand des Embryos direct über. Ein wahrscheinlich homologer Vorgang ist die Bildung des erwähnten Rückenorgans,

[37]) A. Brandt: „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Libelluliden und Hemipteren, mit besonderer Berücksichtigung der Embryonalhüllen derselben." Mém. de l'Acad. Imp. Sc. Pétersbourg, sér. VII, tom. XIII.

[38]) Melnikoff: „Beiträge zur Embryonalentwicklung der Insecten." Arch. für Naturgeschichte, Bd. XXXV.

das nach Kowalevski[39]) ebenfalls Theil nimmt an der Ausbildung des Rückenintegumengs.

Bei einigen Insectengruppen, z. B. Poduriden, scheinen die Embryonalhüllen unvollständig zu sein, und von Ameisen aus Madeira erwähnt Metschnikoff gelegentlich,[40]) dass sich daselbst keine eigentliche Embryonalhülle, „sondern nur eine Anzahl Zellen bildet, welche sich von einem hügelförmigen, der „Micropyle“ der jungen Podurenembryonen sehr ähnlichen Zellhaufen ablöst.“

In den Bereich unserer Betrachtung müssen wir auch noch das sogen. Rückenorgan vieler Malacostraken und Branchiopoden ziehen, obwohl noch kaum der Versuch ernstlich gemacht wurde, dasselbe in Verbindung mit den Embryonalhüllen der Tracheaten zu bringen. Es hat aber nach Bobretzky[41]) bei Oniscus eine so frappante Aehnlichkeit mit Amnion und Nabelstrang des Peripatus, dass sich eine Vergleichung geradezu aufdrängt. Betrachten wir Bobretzky's Fig. 15, so finden wir ganz genau den Nabelstrang des Peripatus und das Amnion, mit dem einzigen Unterschied, dass letzteres nicht den ganzen Embryo umhüllt, sondern nur sattelförmig den Rücken und die Seitentheile bedeckt; seine Beziehungen aber zu dem Embryo, sowohl hinsichtlich der Lage, der Vereinigung mit dem Ectoderm und selbst sein Schicksal sind völlig identisch. Schon sehr früh, sobald das Blastoderm den ganzen Dotter umspannt, bemerkt man auf der dem Keimstreif gegenüberliegenden Seite des Eies eine Anzahl grösserer Zellen, von denen der genannte Autor sagt, dass sie keine Rolle bei der weiteren Entwicklung spielen und bald ohne Spuren verschwinden; er vergleicht sie dem „cumulus primitivus“ der Spinneneier. An derselben Stelle aber bleiben später, wenn sich die Dotterhaut von der Embryonalanlage abhebt, vom Rand her Zellen an der Dottermembran hängen, sodass sie sich durch eine Furche von den benachbarten Blastodermzellen abgrenzen. Diese Furche wird tiefer und zuletzt steht der Embryo nur durch einen schmalen Zellenstrang mit jener

[39]) A. Kowalevski: „Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden.“ Mém. Acad. Pétersbourg, sér. VII, tom. XVI.

[40]) Metschnikoff: „Embryologisches über Geophilus.“ Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXV.

[41]) N. Bobretzky: „Zur Embryologie des Oniscus murarius.“ Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XXIV.

Zellenplatte in Verbindung, die an ihren Rändern weiter an der Dotterhaut oder richtiger an einer inzwischen ausgeschiedenen Cuticularmembran hinwächst. Die Aehnlichkeit dieser Bildung in ihrem ersten Auftreten mit den Amnionfalten der Insecten ist auch Bobretzky aufgefallen; nur sind sie eine einfache Zellschicht und bilden keine Duplicatur. Würden die Randzellen sich nicht vom benachbarten Blastoderm abspalten, sondern damit in Verbindung bleiben, so wäre beim tieferen Einschneiden der Furche die Bildung einer Duplicatur und damit völlige Uebereinstimmung mit den Embryonalhüllen der Insecten gegeben.

Es dürfte überflüssig sein, hier eine Darstellung der „Rückenorgane“ bei Asellus, Cymothoa, Mysis, sowie einer grossen Zahl anderer, meist niedrig stehender Crustaceen zu geben, da trotz der bestehenden Verschiedenheiten im Bau, in der räumlichen Ausbildung, sowie im Schicksal dieses Organs, im Allgemeinen die Anschauung herrscht, dass es innerhalb der Crustaceen immer ein und dasselbe ist, das in verschiedenen Graden zur Entwicklung kommt und event. durch Functionswechsel verschiedene physiologische Bedeutung erlangt hat. Ausgenommen von den Organen, die hier in Beziehung gebracht werden sollen, sind solche, wie das „lappenförmige Organ“ von Asellus, das sicherlich andere Bedeutung hat. Ich kann mich in dieser Beziehung auf die Worte von Claus[42]) berufen, der als einer der besten Kenner der Crustaceenorganisation sagt: „(Der dorsale Zellenstrang und seine zellige Verbreiterung an der cuticularen Embryonalhaut) entspricht dem kugelförmigen Organ mit der sogen. Micropyle an der Rückenseite des Gammarusembryos, welches auch bei Ligia (Fr. Müller) und Cymothoa (Claus) in Resten beobachtet, das Aequivalent der Nackendrüse der Phyllopoden repräsentirt.“

Es ist nun die erste Frage, können wir die letztgenannten Bildungen bei Crustaceen für dasselbe halten, wie die Embryonalhüllen der Tracheaten, die ich oben kurz zusammenstellte, und dürfen wir auch letztere untereinander identificiren? Wir finden unter ihnen einfache Cuticularmembranen; zerstreute Zellen, zellige Membranen und das Amnion nebst der serösen Hülle der Insecten. Ich gehe von der Anschauung aus, die wohl allgemein getheilt wird, dass das Neuauftreten von Organen überhaupt einer Erklärung ziem-

[42]) C. Claus: „Grundzüge der Zoologie.“ IV. Aufl.

lich unzugänglich ist; am unverständlichsten aber ist die Neubildung von Organen bei Embryonen der allerjüngsten Stadien, bei denen doch äussere Einflüsse kaum den Anstoss dazu geben können; wir werden darum, wie wir es bisher gethan haben, auf ein Verständniss der fraglichen Bildungen verzichten müssen, wenn wir nicht den Versuch machen, alle derartigen Dinge als Modificationen einer oder einiger Formen für die Vorfahren wichtiger Organe, die in der phylogenetischen Reihe theilweise rudimentär geworden, theils zu anderen Functionen umgebildet sind, zu betrachten. Ist uns erst ein solches Organ gegeben, so können wir wohl einsehen, dass dasselbe nach einer Richtung weiter entwickelt, dort rudimentär werden und beim Nichtgebrauch auch wieder verschwinden kann; wir können auch verstehen, dass selbst schwache Ueberreste desselben, sobald sie bei den im Lauf der Entwicklung der Art und Gattung etc. veränderten Verhältnissen wieder irgend welchen Nutzen haben können, im Stande seien, zu erstarken und zu scheinbar ganz anderen Bildungen Anlass geben mögen, als die waren, von denen sie ursprünglich abstammten. Sind aber in der Einzelentwicklung einmal die letzten Reste eines solchen Organes wirklich verschwunden, so ist es im höchsten Grade unwahrscheinlich, dass in dem von solchen Formen ausgehenden Stamme wieder ähnliche Organe auftreten; thun sie es dennoch, so machen sie uns unendliche Schwierigkeiten in der Erklärung; ich erinnere nur an die Embryonalhäute der Amnioten.

Da es nun zur Zeit kaum möglich sein dürfte, die Identität aller Embryonalhüllen der Tracheaten zu beweisen, so müssen wir uns damit begnügen, zu untersuchen, ob die Annahme ihrer Homologie irgend welchen grösseren Schwierigkeiten begegnet; ist das nicht der Fall, so dürfen wir sie wohl in Anbetracht des eben Gesagten überall für gleichwerthige Bildungen ansehen. Unter den zelligen Hüllmembranen steht bezüglich ihrer Entstehung die Embryonalhülle des Scorpions denjenigen der Insecten gegenüber; obwohl wir über die Entstehung der ersteren nicht genügenden Aufschluss haben, so ist doch höchst wahrscheinlich, dass sich die Embryonalhaut entweder durch Spaltung im Ganzen, oder durch Loslösung einzelner Zellen und secundäres Aneinanderlegen zu einer Membran vom Blastoderm ablöst; die Membran ist anfangs einfach und wird später, an einzelnen Stellen wenigstens, zweischichtig.

Bei den Insecten dagegen bildet sich die von Anfang an doppelte Haut durch Erhebung von Falten rings um die Embryonalanlage herum, ebenfalls aus dem Blastoderm. Die Faltenbildung allein scheint mir die Schwierigkeit der Vergleichung in sich zu schliessen, wir können nicht begreifen, wodurch dieselben veranlasst sind. Allein ich glaube auch, die Embryonen der Ephemeriden und Hemipteren zeigen uns hier den Weg; wir finden hier keine Faltenerhebung zur Bildung der Embryonalhüllen, sondern die Embryoanlage, die ich kurz als „Keim“ bezeichnen will, stülpt sich einseitig in das Blastoderm ein, mit dem Hinterende voraus; dadurch wird ein Theil des vorher schon fertigen Blastoderms zum Amnion, der Rest zur serösen Hülle. Bei den meisten anderen bisher untersuchten Insecten ist nun der Vorgang als eine Modification des erwähnten aufzufassen: die Einstülpung des Keimes ist keine einseitige, sondern eine allseitige, der Keim sinkt gleichsam gegen den von Dotter erfüllten Raum des Eies ein; dadurch entsteht ringsum die Falte, die in der Weiterentwicklung in bekannter Weise zu Amnion und seröser Hülle wird. Der Unterschied, dass der letzt erwähnte Vorgang schon vor der völligen Ausbildung des Blastoderms eintritt, ist ohne Bedeutung; er ist eben in ein früheres Stadium verlegt. Denken wir uns, dass das Blastoderm bereits den ganzen Dotter umwachsen habe, bevor der Keim einsinkt, so ist die Uebereinstimmung eine völlige, dann wird auch der grösste Theil desselben direct zur serösen Hülle, wie bei den Ephemeriden. Und so wie diese hier direct zur Bildung der Seiten- und Rückentheile des Embryos verwendet wird, so geschieht dies, nach Kowalevsky, bei solchen Insecten, bei denen die Furche, welche Amnion und Keim scheidet, nicht rings um den ganzen Dotter eindringt, sondern sich später oder früher, d. h. mehr oder weniger weit auf der Dorsalseite, wieder mit der serösen Hülle vereinigt; in diesem Falle behalten die Embryonen einen grossen Rückennabel, der im anderen Fall beim tieferen Einschneiden kleiner wird und endlich verschwindet, wodurch die Hüllen ganz selbständig und nicht mehr zu Theilen des Embryos verwendet werden. Das Hervorstülpen des Embryos wird bei dieser zweiten Form der Einstülpung, der allseitigen, überflüssig, da er dabei seine normale Lage zur Hauptmasse des Dotters, dem späteren Dottersack behalten hat.

Nachdem wir nun gesehen haben, dass sich die Hüllbildung der Insecten als eine Einstülpung des Keimes auffassen lässt, können

wir wohl auch die Hüllbildung der Scorpione damit in Verbindung bringen. So gut es einleuchtend gemacht werden kann, dass und auf welche Weise die Gastrulabildung durch Invagination und die durch Delamination voneinander abgeleitet werden können (einerlei, welches der primäre Vorgang ist) so wenig Einspruch kann man wohl erheben, wenn man die Hüllbildung der Scorpioniden (durch Delamination) mit derjenigen der Insecten (durch Invagination) in genetische Beziehung setzt. Kommen doch auch, wie es scheint, bei Insecten (Ameisen, Poduriden etc.) Processe vor, welche denen bei Scorpio völlig entsprechen; der Keim stülpt sich in seine Hülle, einen Theil des Blastoporus nicht ein, sondern er entledigt sich der Zellen, welche den genannten Theil zu bilden haben, dadurch, dass er sich ringsum gleichmässig davon zurückzieht; es ist das nur eine andere Ausdrucksweise dafür, dass er diese Zellschicht entweder in toto oder als einzelne Zellen abstösst. Auf diese Weise kann natürlich auch nur eine einzige Membran erzeugt werden, nicht eine doppelte, wie bei der Einstülpung. Es ist darum die „seröse Hülle" der Insecten die eigentliche Embryonalhülle, das Amnion nur eine Duplicatur, erzeugt durch den Bildungsmodus der Einstülpung. Der Vorgang der Spaltung der Hülle in zwei bei Scorpio ist wohl secundär, eine Folge von Zellvermehrung in der Hülle selbst, vielleicht aber auch eine Andeutung dafür, dass der Einstülpungsmodus der primäre war für die Tracheaten. Es ist zur Zeit unmöglich, darüber Bestimmtes zu sagen. Bald hebt sich die so gebildete Haut gänzlich vom Embryo ab, bald bleibt sie an einer Stelle, dem Rückennabel damit noch in Verbindung, derjenigen Stelle, wo auch bei einigen Insecten die Hüllen nicht vom Embryo getrennt werden. Es ist dieser Auffassung nach der „Micropylapparat" der Poduriden etc. nicht die Stelle, von welcher die Hüllbildung ausgeht, sondern diejenige, an der sie nicht vollständig wird. Es ist eine Sache von untergeordneter Bedeutung, dass in einzelnen solchen Fällen die Embryonalhülle sich nicht zu einer geschlossenen Membran ausbildet, sondern als lose Zellen auftritt, die isolirt bleiben (Ameisen nach Metschnikoff); die Identität wird desshalb nicht bestritten werden, besonders, da diese Fälle in der Gruppe der Insecten vorkommen, wo die Hüllen sonst den höchsten Grad der Ausbildung erlangen. Ueber die Ursachen dieser weitgehenden Reducirungen haben wir allerdings nicht einmal Vermuthungen.

Wenn nach dem Satze: verba docent, exempla trahunt durch ein Beispiel die Identität der Hüllbildung durch Einstülpung einerseits, durch Abspaltung andererseits wahrscheinlicher gemacht werden kann, so dürfen wir hier vielleicht das Pilidium und die Désor'sche Larve anführen. In beiden Fällen entsteht die definitive Nemertine aus vier Keimanlagen, die durch ihre Verwachsung, sagen wir eine Art Bauchplatte bilden, woraus durch Umwachsung des Larvendarms der ganze Körper hervorgeht; die Larve selbst wird als Hülle abgeworfen. Beim Pilidium nehmen die Keime ihren Ursprung durch Einstülpung; es entsteht dadurch ein Amnion im Pilidium, also, wenn wir dessen weitere Organisation ausser Acht lassen, eine doppelte Embryonalhülle: Ectoderm des Pilidiums und das durch Einstülpung hervorgerufene Amnion; in der Désor'schen Larve entstehen die Keime als innere Verdickungen des Ectoderms und spalten sich von demselben ab: so entsteht nur eine einzige Embryonalhülle, die dem Ectoderm des Pilidiums entspricht. Ich glaube, die Analogie der Vorgänge hier und bei den Tracheaten liegt auf der Hand; und so gut dort die Homologie anerkannt wird, muss man das auch hier thun.

Es bleiben uns nun noch bei den Tracheaten die cuticularen Hüllen der Myriapoden, Araneinen und Acarinen.

Wenn wir ganz absehen wollen von der Möglichkeit, dass eine Anzahl dieser „Cuticular"membranen bei genauer Untersuchung vielleicht einen zelligen Bau besitzt, und die Beobachtungen ohne jeden Zweifel nehmen, wie sie gegeben sind, so ist es vielleicht doch möglich, sie in enge Beziehung zu den Embryonalhüllen der Insecten zu bringen. Für Polixenus beschreibt Metschnikoff Zellen, die sich von dem noch einschichtigen „Keimstreifen" auf dessen Oberfläche ablösen und als amöboide Zellen zwischen Embryo und Eihaut liegen. Dieses Factum lässt sich direct in Verbindung bringen mit dem für Poduriden, Ameisen, Chelifer erwähnten. Allein es gibt uns keinen Aufschluss über die Cuticularhüllen. Wohl aber thut das eine Beobachtung Grabers,[43]) dass das Chorion der Insecten eine feine Cuticularmembran nach aussen absondert, die allerdings schwer zu sehen, aber überall vorhanden ist. Er spricht die Ansicht aus, dass man dieselbe desswegen nicht mit den ähn-

[43]) Graber: „Vorläufige Ergebnisse einer grösseren Arbeit über vergleichende Embryologie der Insecten." Archiv für micr. Anat. Bd. XV.

lichen Gebilden der Myriapoden und Arachniden vergleichen dürfe, weil sie von einer Embryonalhülle, bei letzteren aber vom ungesonderten Ectoderm des Keims geliefert würde. Diese Einschränkung scheint mir nun in keiner Weise berechtigt zu sein; einmal sehen wir, dass bei den Libellen und Hemipteren die Embryonalhüllen auch nichts anderes sind, als das einfache Blastoderm und dass das primäre Umwachsen des Dotters oder das frühzeitige Auftreten der Faltenbildungen zum Zweck der Herstellung der Embryonalhüllen vor vollendeter Blastodermbildung nur Modificationen eines und desselben Vorganges sind. Die seröse Hülle der Insecten sondert eine Cuticula nicht in ihrer Eigenschaft als Embryonalhülle, sondern als ein Theil des Ectoderms ab. Wir können darum andererseits wohl einsehen, dass die Absonderung zelliger Embryonalhäute aus dem Ectoderm des Embryos unter Umständen unterbleiben kann, ohne dass dadurch die Abscheidung der dazu gehörigen Cuticula ebenfalls ausfällt; letztere ist dann in eine so frühe Periode des embryonalen Lebens gerückt, dass es uns unmöglich ist, ihre Matrix als etwas vom gewöhnlichen Blastoderm unterschiedenes aufzufinden. In der That treten die Cuticularmembranen bei den Thieren, die sie als einzige Embryonalhülle besitzen, oft schon vor deutlicher Differenzirung eines „Keimstreifens" auf. Wenn dann wirklich die Abspaltung der dazu gehörigen Zellen unterbleibt, so müssen wir das wohl als die extremste Form der Rückbildung betrachten, die nur dadurch übertroffen werden kann, dass auch die Cuticula nicht mehr zur Sonderung gelangt; dann erst scheint mir der völlige Schwund der Embryonalhüllen gegeben zu sein. Ausserdem ist es nicht unwahrscheinlich, dass wir in dem sog. Primitivhügel der Spinnembryonen noch die letzten Andeutungen von zelliger Differenzirung, der Micropyle der Poduriden, dem Rückennabel der Insecten entsprechend, als Rest der zelligen Embryonalhüllen zu sehen haben; die Stelle entspricht ihrer Lage nach völlig den genannten Bildungen, und da die Hüllen sich auch hier am spätesten sondern, so ist es verständlich, dass bei Abkürzungen die letzten Phasen noch angedeutet sind, während die ersten nicht mehr zum Ausdruck kommen. Während also bei Myriapoden, Araneinen etc. das Larvenorgan, wenn wir es so nennen dürfen, völlig zum Aufbau des Embryonalkörpers verwendet wird, kommt noch seine cuticulare Absonderung zur Entwicklung, die dann die bei anderen Formen wohl entwickelten Zellenhäute ersetzt, ihr morphologisches Aequivalent ist.

Wenn wir nun zu dem Resultat gekommen sind, dass alle die genannten Hüllenbildungen der Tracheaten im Grunde aufeinander zurückzuführen sind, so scheint es mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass wir sie mit dem Amnion und Nabelstrang der westindischen Peripatusarten in engste Beziehung setzen müssen: hier lösen sich vom Embryo, besonders auf dessen ventraler Fläche Zellen los, die amöboid sich weiterbewegen und eine zellige Hülle um ihn bilden; nur an seiner Rückenseite geschieht die Ablösung nicht; die Basalzellen bleiben in Verbindung und an sie setzt sich die gebildete Membran fest; sie werden zum Nabelstrang, sind also zu vergleichen dem Micropylapparat der Poduriden, dem Rückennabel oder der Rückenplatte anderer Insecten und wohl dem Primitivhügel der Spinnen. Da bei der Hüllenbildung durch Delamination nur die äussere Hülle zu Stande kommen kann, so müsste das Amnion des Peripatus eigentlich als „seröse Hülle" bezeichnet werden, wenn man die übliche Nomenclatur beibehalten will. Ich habe die Bezeichnung als Amnion im Einklang mit meiner vorläufigen Mittheilung beibehalten, da es gleichgültig ist, welchen von den beiden immerhin nicht ganz passenden Namen man anwenden will. Es lässt sich zeigen, wie schon oben erwähnt, dass das Amnion der Insecten keine besondere morphologische Bedeutung hat, die seröse Hülle dagegen eine ausserordentlich wichtige, und dann wird man derselben einen neuen Namen geben müssen; das Amnion ist eben nur als innere Duplicatur jener zu bezeichnen, die lediglich durch den Bildungsmodus der Invagination zu Stande kommt.

Vergleichen wir aber noch die genannten Bildungen mit dem Rücken- oder Nackenorgan mancher Crustaceen, so ist die Uebereinstimmung bei Oniscus und Peripatus eine so augenfällige, dass man kaum anders kann, als eine Homologie anzuerkennen; beide sitzen mit ihrer Rückenseite durch einen hohlen Zellstrang an einer membranartigen Zellenausbreitung, die allerdings bei Oniscus nicht zu einer geschlossenen Hülle wird. Dagegen ist die Entstehung fast genau dieselbe bei beiden Thieren; nur spalten sich bei Oniscus die Zellen der Hülle nicht einzeln, sondern als zusammenhängendes Blatt ab, von den Seiten des Embryos nach dem Rücken, dem Nabelstrang hin, fortschreitend; als ersten Anfang dürfen wir wohl die grossen Zellen auf der Rückenfläche der jüngeren Stadien ansehen, die dem Primitivhügel der Spinnen und den Basalzellen des Peripatusembryos

homolog sind. Die Aehnlichkeit in der Entstehung des Zellensattels bei Oniscus mit der Hüllenbildung der Insecten wurde von Bobretzky schon erwähnt; aber es existirt hier keine Invagination, wesshalb die Hülle einfach ist. Da die Ansicht, dass in der Gruppe der Crustaceen die oben genannten Organe identisch seien, wie es scheint, allgemein herrschend ist, so brauche ich darauf nicht weiter einzugehen. Es zeigt aber gerade diese Abtheilung der Arthropoden, wie weit die Umbildung und vielleicht auch functionelle Anpassung morphologisch identischer Organe gehen kann. Wir erhalten in ihr auch einen neuen Beweis für die Richtigkeit der Anschauung, dass die Cuticularhüllen der Myriapoden u. a. die homologen Reste der zelligen Hüllen anderer Tracheaten sind. Während bei Oniscus der Embryo durch einen Zellenstrang in Verbindung mit dem Zellensattel steht, der seinerseits der Cuticularhülle fest anliegt (und dieselbe theilweise mit erzeugt hat) ist bei Ligia (nach Fritz Müller) der Embryo mit seiner Rückenfläche hinter dem Kopf direct noch mit der „Larvenhaut" verwachsen; es hat sich also hier die Zellenhülle auch nicht mehr an dieser Stelle vom Embryo gesondert, und bei Asellus[44]) fehlt jede Vereinigung. Doch wird man auch hier die sog. Larvenhaut derjenigen der Myriapoden gleichsetzen dürfen und dieselben Gründe anführen können, wie das oben geschehen ist. Wir dürfen uns nicht wundern, über diese weitgehenden Umformungen und Reducirungen, wenn wir bedenken, dass bei Peripatus innerhalb einer einzigen, allerdings alten Gattung, welche lange Zeiträume hindurch dem umbildenden Einfluss vieler zusammenwirkender Verhältnisse unterworfen war, die grössten Unterschiede vorkommen, von der guten Ausbildung der Hülle bis zu völligem Mangel. Ich gestehe freilich, dass mir der letztere noch nicht erwiesen erscheint; ich vermuthe in der Hülle des Embryos von P. capensis eine homologe Bildung, selbst wenn sie zellenlos sein sollte und was die zähe Membran ist, welche die gefurchten Eier von P. novaezealandiae umgibt und mit dem Embryo wächst, ist ebenfalls noch nicht aufgeklärt; vielleicht haben wir es mit zweierlei Bildungen zu thun, mit einer wirklichen Dotterhaut und später mit einer Embryonalhülle, vom Blastoderm geliefert.

Ferner kann auch der Umstand, dass die Thiergruppen, bei

---

[44]) Dohrn: „Die embryonale Entwicklung des Asellus aquaticus." Zeitschr. für wissenschaftl. Zool. Bd. XVII.

denen Embryonalhüllen gefunden wurden und besonders diejenigen, bei welchen sie hoch entwickelt sind, doch sehr verschieden sind und z. Th. weit entfernt stehen von einem gemeinsamen Ursprung, aus dem heraus die Embryonalhüllen gerettet sein könnten, nicht als gar schwer wiegender Einwand gegen die Homologisirung der zusammengestellten Bildungen vorgebracht werden. Was ich oben gesagt habe, dass auch schwache Reste eines vorhandenen Organs sich wieder erholen und zu mächtigen, scheinbar neuen Bildungen auswachsen könnten, ist wohl nicht ohne weiteres abzuweisen, ebenso wenig, wie die Möglichkeit der Umbildung eines solchen in anatomischer und physiologischer Beziehung geleugnet werden wird; und dann ist selbst die weitestgehende Variation eines vorhandenen Organs immer viel eher anzunehmen, als das Auftreten neuer Gebilde. Dass aus den verschiedensten äusseren und inneren Ursachen heraus neue Organe angelegt und ausgebildet werden, soll nicht im entferntesten bestritten werden; die organische Welt wäre ohne das wohl in einer traurigen Verfassung. Aber ich glaube, die in Vorstehendem ausgeführte Ansicht von der Homologie aller der citirten Hüllorgane und deren Umbildungen macht keine unerschwinglichen Ansprüche an die Phantasie und stellt keine allzu kühnen Forderungen.

Wir kommen zum zweiten, wichtigeren Theil der Frage: Als was dürfen wir alle die oft erwähnten Organe der Arthropoden und des Peripatus betrachten? Da sie sich mit solcher Hartnäckigkeit behaupten, auch da, wo sie offenbar keine grosse Bedeutung haben, und da sie in den frühesten Embryonalstadien schon auftreten, müssen sie von Organen gemeinsamer Vorfahren abzuleiten sein, bei denen sie eine grosse Wichtigkeit besassen. Ich glaube, wir haben in ihnen die Larve der Vorfahren selbst, die Trochosphaera der Anneliden zu sehen. Der Gedanke wird sich bei genauerem Zusehen weniger absonderlich gestalten, als er anfangs aussehen mag.

So lange wir über die Organisationsverhältnisse des Peripatus keine genaueren Aufschlüsse hatten, war der Stamm der Arthropoden durch eine bedenkliche Kluft von den Anneliden getrennt; dank der Untersuchungen Moseley's und Balfour's haben wir in ihm einen Tracheaten kennen gelernt, der neben Tracheen noch die Segmentalorgane besitzt und, wie ich hinzufügen kann, bei dem die Umwandlung von Segmentalorganen zu Geschlechtsorganen, wie sie für Arthropoden characteristisch sind, thatsächlich stattfindet, einen

Tracheaten, der, wenn er auch nicht selbst der Stammvater höherer Arthropoden ist, doch den Weg zeigt, wo und wie der Stamm der Arthropoden, wenigstens theilweise sich abgezweigt haben mag. Dass Peripatus von Anneliden oder annelidenähnlichen Vorfahren ziemlich direct abstammt, bedarf wohl keines besonderen Nachweises mehr; seine Segmentalorgane beweisen dafür mehr, als durch zahlreiche Gegengründe widerlegt werden könnte. Dass aber bei den Anneliden die Larvenform der Trochosphaera, in allerlei Gestalten, die sich aber alle ohne Schwierigkeit aufeinander zurückführen lassen, in der Entwicklung eine hervorragende Rolle spielt, ist allenthalben bekannt. Wir finden sie von der höchsten Ausbildung an in typischer Form bis zum kleinen Rest, nur noch durch einen Wimpersaum erkennbar (bei Oligochaeten); ja sie tritt uns noch in zahlreichen anderen Thiergruppen entgegen, selbst bei Nemertinen (Pilidium), die wohl auch bei den Turbellarien an verkehrter Stelle untergebracht sind. Es wäre nun ganz auffallend, wenn eine so wichtige Bildung bei Abkömmlingen von Anneliden gleich spurlos verschwunden wäre; das wäre nur wahrscheinlich bei Nachkommen solcher Anneliden, die selbst nur noch einen ganz geringen Rest der Trochosphaera besessen hätten, nicht aber, wenn dieselbe in einigermaassen guter Ausbildung vorhanden war.

Allein es besteht eine grosse Schwierigkeit bei dem Versuch, die Trochosphaera und die Embryonalhüllen der Arthropoden aufeinander zu beziehen; man muss nachweisen können, dass auch bei solchen Thieren, die eine mehr oder weniger gut ausgebildete zweifellose Trochosphaera besitzen, diese mit der Ausbildung des definitiven Thierkörpers entweder ganz oder theilweise zu einer Hülle wird, welche das junge Thier abwirft oder resorbirt. Leider sind unsere Kenntnisse hierüber äusserst gering, was einerseits daran liegen mag, dass die Vorgänge sehr versteckt sind und schwer zur Beobachtung gelangen, andererseits daran, dass nirgends mit Absicht darauf geachtet wurde, weil der Gedanke fern lag. Zwei Fälle aber sind sicher beobachtet und können als factische Belege angeführt werden, und in zahlreichen anderen Fällen ist es sehr wahrscheinlich und wird sich beim genauen Zusehen herausstellen, dass die Trochosphaerenepidermis nicht in die Epidermis des ausgebildeten Thieres übergeht, sondern als Hülle abgeworfen wird. Den einen Beleg bieten uns die Nemertinen, deren Larve, das Pilidium, an-

erkannter Maassen als Trochosphaera betrachtet werden kann; der einzige Unterschied ist der Mangel eines Afters, wodurch das Pilidium vielleicht als ältere Larvenform sich ausweist. Hier entstehen durch Einstülpung vom Ectoderm her, vier Keime, die sich miteinander zu einer Art Bauchplatte vereinigen; in dieser tritt freilich keine Gliederung auf, sondern sie umwächst in unsegmentirtem Zustand den Larvendarm und erzeugt so alle ectodermalen und mesodermalen Theile der jungen Nemertine. In der Désor'schen Larve kommen die Keime nicht mehr als Einstülpungen, sondern als solide Zellwucherungen an der Innenseite des primären Ectoderms zur Ausbildung; indem sie sich gleichfalls vereinigen und das Entoderm umwachsen, heben sie sich allseitig vom Ectoderm ab, das nun als Hülle, ganz wie die Reste des Pilidiums die junge Nemertine umgibt. Bei der directen Nemertinenentwicklung, so kann man weiter annehmen, ist die Keimbildung in ein noch früheres Stadium verschoben, die vier Keime kommen gar nicht mehr getrennt, sondern schon völlig vereinigt zur Anlage und das Larvenectoderm wird nicht mehr abgesondert. Die Erklärung, welche Balfour[45]) von dieser Bildung des Nemertinenkörpers im Pilidium gibt, „dass sie nur einen secundären Wachsthumsprocess darstellen, vergleichbar der Bildung der Imaginalscheiben bei den Larven der Dipteren“ ist nicht mehr, als eine leere Redensart und heisst höchstens ein Loch zu- und ein anderes grösseres dabei aufmachen; denn die Imaginalscheiben sind ein womöglich noch dunklerer Punkt als die Keime im Pilidium. Ich will nicht versuchen, eine Erklärung der vier Keime zu geben, sondern nur bemerken, dass sie eine hervorragende Rolle zu spielen scheinen, da sie auch bei Anneliden vorhanden sind, und nur ihre Entstehung nicht mehr direct aus dem Larvenectoderm, sondern in früherem Stadium aus Zellen der Furchung nehmen. Diese „Rumpfkeime“ und „Kopfkeime“, wie R. S. Bergh in seiner vorläufigen Mittheilung[46]) über Blutegelentwicklung die Keimstreifen der Autoren und die „Sinnesplatten“ oder „Kopfkeimstreifen“ (Semper)[47]) nennt, geben bei den genannten Thieren

---

45) Balfour: „Handbuch der vergl. Embryologie.“ Deutsch von Vetter.

46) R. S. Bergh: „Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Blutegel.“ Zool. Anzeiger No. 160. 1884.

47) C. Semper: „Die Verwandschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere.“ Diese Zeitschrift, Bd. III. Daselbst finden sich eingehende Darstellungen der Kopf- und Rumpfkeime der verschiedensten Thiere in ihrer Beziehung zueinander

genau wie beim Pilidium oder der Désor'schen Larve dem gesammten Hirudineenkörper den Ursprung; sie vereinigen sich zu dem Bauchstreifen, der sich hier aber segmentirt, umwachsen den Darm, dessen Epithel allein in das definitive Thier aufgenommen wird; alle anderen Organe der Larve, die man sicherlich der Trochosphaera homolog setzen muss, selbst die zur Entwicklung gelangte Musculatur, Schlund und Nervenzellen gehen zu Grund und werden abgeworfen oder resorbirt. So isolirt diese Angabe aus den oben angeführten Gründen auch steht, so finden sich doch, wie mein Freund Bergh mir sagt, in den Abbildungen anderer Forscher Andeutungen, dass auch bei Anneliden, die eine typische Trochosphaera besitzen, das Ectoderm derselben verloren gehe.[48]) Das wird allein schon wahrscheinlich durch die Bemerkung, dass das Trochosphaeraectoderm wenigstens in späteren Stadien beim Wachsthum der Larve aus ungemein dünnen Plattenzellen besteht, deren directe Umwandlung in das hohe dicht gedrängte Cylinderepithel der Anneliden, auch im Kopftheil, der ja ausschliesslich aus der Hauptparthie der Trochosphaera bestehen soll, unwahrscheinlich und auch nicht beobachtet ist. Höchst wahrscheinlich bildet sich auch hier die Epidermis der Anneliden durch Differenzirung aus dem sogen. Keimstreifen unter der sehr dünnen Larvenhaut, und diese geht entweder im Ganzen oder stückweise verloren. Dafür spricht auch die Rückbildung und der Verlust der Wimpern, sei es, dass sie in Wimperschnüren, oder anders angeordnet sind; mit einem Abwerfen der dazu gehörigen Zellen würde dieser Vorgang erklärt sein. Damit will ich nun keineswegs sagen, dass nicht auch die Larven-

---

zur Larve und zum definitiven Thier, auf welche ich bei der nur cursorischen Darstellung, die ich hier geben kann, verweise; manche dort gegebene Darstellung wird nach neueren Forschungen etwas zu modificiren sein, was ohne Schädigung ihrer Gültigkeit geschehen kann; ebenso konnte daselbst auf die Hüllenbildung keine Rücksicht genommen werden, da alle dafür sprechenden Thatsachen noch fehlten.

[48]) Auch bei Sipunculus nudus wird nach Hatschek („Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus." Arb. zool. Inst. Wien. Bd. V) eine Embryonalhülle gebildet, die abgeworfen wird; ich glaube, man wird auch diese Hülle als einen Rest der Trochosphaera ansehen können, in welcher das definitive Thier nur nicht in fertiger Form, sondern abermals mit Larvenorganen versehen erzeugt wird. Diese secundäre Larve geht durch einfache Metamorphose in den Sipunculus über. Sie ist auch viel höher organisirt, als die ächte Trochosphaera, mit welcher sie unserer Meinung nach nicht homolog wäre.

epidermis mitunter zum Aufbau des Thieres verwendet werden könnte, so gut als auch andere Theile (Scheitelplatte z. B.) in der Ausbildung definitiver Organe Verwerthung finden können; aber das sind dann wohl secundäre Vorkommnisse, die vielleicht nur da eintreten, wo die Trochosphaera selbst zu der untergeordneten Bedeutung eines Larvenorgans herabsinkt. Wenn diese vorgetragene Ansicht durch weitere Untersuchungen allgemeinere Bestätigung finden sollte, so besteht gewiss keine Schwierigkeit, mit Vermittlung des Peripatus die Embryonalhüllen der Arthropoden auf die Trochosphaera zurückzuführen. Allerdings könnte man dann die Entwicklung des definitiven Thieres aus der Larve nicht als einfache Metamorphose auffassen, sondern man müsste die Auffassung acceptiren, dass der Annelidenleib, sowie die Nemertine einer Knospenbildung in der Larve den Ursprung verdanke, deren Auftreten nur sehr häufig schon in die ersten Furchungsstadien des Eies zurückverlegt ist. Entweder erscheint uns dann die Knospe als aus wenigen deutlich erkennbaren Zellen bestehend, wenn die Trochosphaera gut entwickelt ist, oder sie bildet sich schon frühzeitig so stark aus, dass ein sehr grosser Theil der Furchungszellen in sie aufgeht; in diesem Falle wird dann für die Larve nicht viel Material übrig bleiben und sie wird zu einem Embryonal-Organ oder kommt gar nicht mehr zur Differenzirung. In allen Fällen aber müsste man dieser Anschauung nach die Trochosphaera als Amme des definitiven Thieres auffassen. Die Keimbildung in Ammen ist uns aus anderen Thiergruppen eine sehr geläufige Erscheinung und wir kennen dort auch eine grosse Zahl aller nur denkbaren Stadien von Vereinfachung der Entwicklung durch Rückbildung der Ammen, sodass genügend analoge Beispiele für die bei gegliederten Thieren auf Grund der dargelegten Anschauungsweise zu erklärenden Variationen gefunden werden können. Ich verzichte indessen darauf, da es mich zu weit von meinem Thema abführen würde, und für die vorgetragene Ansicht noch zu wenig thatsächliche Beweise vorliegen. Ich wollte nur zeigen, dass und wie es möglich ist, die verschiedenen Hüllen bei Peripatus und den Arthropoden auf Dinge zurückzuführen, welche bei den Vorfahren derselben die allergrösste Bedeutung hatten, und so eine Erklärung für die sonst unverständlichen Bildungen versuchen. Sie sind demnach nichts Neues, sondern gerade im Gegentheil das Aelteste in der phylogenetischen

Reihe. Es ist sogar nicht ganz unwahrscheinlich, dass wir selbst bei Wirbelthieren in den Deckzellen, oder „Rauberschen“ Zellen noch die Trochosphaera wieder finden können, welche bei den Nagern, dem Maulwurf und vielleicht noch vielen anderen Thieren wieder eine hervorragendere Rolle spielen. Ein junges Stadium eines Maulwurfembryos oder Nagethierkeimes, der als kleines Zellenhäufchen an der Innenseite der durch die Rauberschen Zellen gebildeten Blase sitzt, hat eine frappante Aehnlichkeit mit einem Peripatuskeim in seiner Amnionhülle oder nach unserer Meinung in seiner Trochosphaera; diese Aehnlichkeit und die wahrscheinliche directe Verwandtschaft der Vertebraten mit den Anneliden lässt die Vermuthung nicht so gar absurd erscheinen. Zu Gunsten der Ansicht, dass zunächst bei Thieren, die eine Trochosphaera besitzen, und dann bei den von denselben abzuleitenden Formen, bei denen die Trochosphaera rudimentär bleibt oder gar nicht mehr zur Differenzirung kommt, der definitive Thierleib das Resultat einer inneren Knospung oder Keimbildung sei, lässt sich vielleicht noch anführen, dass dann verschiedene Schwierigkeiten gehoben werden können, die bislang in den Beziehungen des Larvenmundes und Afters zu den gleichnamigen Bildungen des definitiven Thieres sich ergeben haben; es braucht dann die Lage des Keimes in der Amme nicht immer die gleiche Orientirung zu den Organen der Amme zu haben; durch allmähliche secundäre Verschiebung kann endlich der After der Anneliden an der Stelle des Trochosphaeramundes zur Ausbildung kommen, während ein anderes Mal die Lage des Annelidenmundes dem Trochosphaerenmunde entspricht. Dass bei weitergehender Vereinfachung die Larvenöffnungen selbst für das definitive Thier in der einen oder anderen Weise, immer der Lage des Keimes entsprechend, Verwerthung findet, ist nicht ausgeschlossen.

Eine andere Frage aber schliesst sich daran eng an, die noch kurz erwähnt werden soll. Bei den Thieren, die eine wohl entwickelte Trochosphaera besitzen, entspricht dieselbe der Gastrula; die Blätterbildung derselben kann auf die verschiedene Weise vor sich gehen, wie die Gastrulabildung überhaupt. Der in ihr auftretende Keim muss sich natürlich seine Keimblätter wiederum selbst bilden, wie das im Keim der Nemertinen, der Blutegel ja nachgewiesen ist, einerlei ob der Keim dabei aus vier distincten Knospen verwächst oder dieses Stadium schon eliminirt hat und

gleich als Ganzes erscheint. Diese Keimblätterbildung hat mit derjenigen der Trochosphaera nichts zu thun; sie kann aber scheinbar an ihre Stelle treten, wenn die Trochosphaera schwach entwickelt oder durch Abkürzung ausgefallen ist, wie das bei den höheren segmentirten Thieren oft der Fall ist. Im letzteren Fall kann die Gastrulation in verschiedenen Modificationen geradezu wiederholt sein, weil hier die Blätterbildung schon in frühem Stadium des ganz zum Keim gewordenen gefurchten Eies auftritt und sie die einfachste Form derselben ist. In den allermeisten Fällen aber finden wir hier die Blätterbildung, wenigstens die des Mesoderms und auch Ectoderms an einen sogen. Primitivstreifen geknüpft, der die Stelle des Blastoporus bei der Gastrula- oder Trochosphaerabildung vertritt, wie das bei Peripatus ganz klar der Fall, und für viele Arthropoden, von den Wirbelthieren ganz abgesehen, geradezu typisch ist. Es ist desswegen auch nicht gut möglich, bei solchen Thieren ein Homologon des Blastoporus der niederen „keimstreiflosen“ Thiere zu finden, da der „Keim“ der „Keimstreifthiere“ dort kein Homologon hat. Unter letzteren verstehe ich alle diejenigen Thiere, die durch Keimbildung in einer larvenähnlichen Amme, Trochosphaera, entstehen, unter ersteren solche, die entweder direct aus der Gastrula oder einer gleichwerthigen Larve durch einfache Metamorphose hervorgehen. Wie die Thiere unter diese beiden Gruppen zu vertheilen wären, muss die Zukunft lehren; es scheint aber, als ob dadurch keine allzugrossen Aenderungen in den bisher gültigen Ansichten über Verwandtschaft hervorgebracht würden; höchstens dürften kleinere Gruppen, wie Nemertinen, ihren Platz wechseln.

Weit entfernt von dem Glauben, hier fertige und unanfechtbare Ansichten aufgestellt zu haben, unterbreite ich im Anschluss an den vorstehenden I. Theil der Entwicklungsgeschichte der westindischen Peripatusarten, aus deren Studium sie grossentheils entsprungen, diese skizzenhafte Darstellung einer, wie mir scheint, nicht ganz bodenlosen Theorie, den Fachgenossen in der Hoffnung, sie möge eine vorurtheilsfreie Beurtheilung nach jeder Seite hin finden, und mit der Bitte, bei allenfallsigen embryologischen Untersuchungen dieselbe auf ihre Brauchbarkeit und die Haltbarkeit ihrer Grundlage zu prüfen. Wenn auf das Schicksal der Trochosphaera beim Aufbau des fertigen Thieres genau geachtet wird, so muss sich bald herausstellen, ob sie Aussicht auf Bestand hat oder nicht.

Tafelerklärung.

Alle Figuren, mit Ausnahme von Fig. 1 u. 2, sind mit der Camera entworfen und möglichst getreu nach dem Objecte ausgeführt. Die Vergrösserungen sind durch Zusammenstellung der Oculare und Objective eines Microscops von Seibert & Krafft angegeben, mit welchen die Figuren gezeichnet wurden.

Buchstaben-Bezeichnungen, die für alle Figuren gültig sind, bei denen nicht anders angegeben:

Am Amnion.
Bm Basalmembran d. Uterusepithels.
Bz Basalzellen des Embryos.
D Darmlumen des Embryos.
E Embryo.
Ect. Ectoderm.
Ent. Entoderm.
H Bruthöhle des Uterus.
K Kopfsegment.
Kh Kopfhöhle.
M Mundöffnung.
Mes. Mesoderm.
N Nabelstrang.
P Placenta.
Pe Placenta embryonalis.
Pu Placenta uterina.
S^1, S^2 etc. I., II. etc. Rumpfsegment resp. dessen Gliedmassenanhang.
Sh^1, Sh^2 etc. Mesodermhöhle des I., II. etc. Rumpfsegments.
Sch. Schlundkopf.
Sp Spaltraum in der bindegewebigen Uteruswand.
T Tentakelanlage.
Ue Uterusepithel.
Ul Uteruslumen.
Uw Uteruswand.
a. Uw Aeussere Parthie derselben.
i. Uw Innere „ „
W Einwucherungsstelle.
a After.
o Oeffnung des ganz jungen Embryos an seiner Ansatzstelle an das Uterusepithel.
ov Ei im Uterus.
pp Papillen des definitiven Mundes.
r, r^1 Richtungskörperchen (Polzellen).

Tafel V.

Fig. 1. Peripatus torquatus n. sp., weibliches Exemplar; natürl. Grösse.
„ 2. Peripatus Edwardsii, Weibchen; nat. Gr.
„ 3. Dto.; weibliche Geschlechtsorgane in normaler Lage. *Ov* Ovarium mit seinen Anhängen; *U* Uterus; *E* Anschwellungen desselben, welche Embryonen enthalten; *x* Einschnürung, der uterinen Placenta des ältesten Embryos entsprechend; *D* Darmkanal; (Nervensystem etc. ist weggelassen). Wenig über nat. Gr.

Fig. 4. P. Edwardsii; Ovarium mit seinen Anhängen, schwach vergrössert. *Ov* die beiden Ovarien; *M* Aufhängeband derselben; *Ah* Receptaculum ovorum (die zipfelförmige Drüse der Autoren); *Rs* Receptaculum seminis; *U* die Anfänge der Uterusäste. Man erkennt besonders deutlich auf der rechten Seite den Weg, den die reifen Eier zu passiren haben.

„ 5. Dto. Querschnitt durch die vereinigten Ovarien; Vergr. I. 3. *o* Eizellen; *Ke* Keimepithel; *S* bindegewebige Scheidewand zwischen den Ovarien, die eine Fortsetzung der allgemeinen Umhüllung ist.

„ 6. Dto. Uterusstückchen mit sehr jungem Embryo, frisches Präparat, ein wenig gepresst, schwache Vergr. Man sieht die Verdickung der Uteruswand und das durch braune Körnchen gefärbte Epithel der jungen Bruthöhle.

„ 7. P. torquatus. Uterusstückchen mit Embryo; Uterus gespalten, die Bruthöhle jedoch uneröffnet; *W* ringförmige Wülste mit Krystalloiden im Epithel der Bruthöhle; *x* bindegewebige Ringleisten der Uteruswand, mit jenen alternirend. Das Epithel des Brutraums ist als geschlossener Sack von der Uteruswand abgelöst.

„ 8. P. Edwardsii. Epithel der Bruthöhle (*Ue*) mit jungem Embryo (*E*) frisch aus dem Uterus präparirt.

„ 9. Dto. Uterusstückchen der Länge nach gespalten, mit eröffneter Bruthöhle und sehr jungem Embryo. Allgemeine Buchstabenbezeichnung gültig. Vergr. I. 3.

„ 10. Dto., nach einem Trockenpräparat gezeichnet. Embryo etwas älter.

„ 11. Dto., mit birnförmigem Embryo.

„ 12. Dto. Embryo von der Form eines Pistolenschafts. Bruthöhle nur halb geöffnet.

„ 13. Dto. Epithel der Bruthöhle mit pilzförmigem Embryo, in toto aus dem Uterus herauspräparirt; die uterine Placenta (*p*) ist als nicht ganz ringförmige starke Verdickung deutlich zu erkennen.

„ 14. Dto. Uterusstück mit grösstentheils geöffneter Bruthöhle und pilzförmigem Embryo darin.

„ 15. Embryo von Fig. 14 herauspräparirt, bei etwas stärkerer Vergr. von der Ventralseite gesehen; *W* Einwucherungsstelle der inneren Keimblätter; noch kein Mund und After vorhanden.

„ 16. P. Edw. Uterusstück halbirt mit älterem Embryo in der Bruthöhle.

„ 17. Dto. Ziemlich gleiches Stadium wie Fig. 16, aber die uterine Placenta sehr deutlich.

„ 18. P. torquatus, pilzförmiger Embryo an einem Stückchen Uterusepithel sitzend, *b* derselbe abgeschnitten schräg von unten.

Tafel VI.

Fig. 19. P. Edw. Embryo vom Stadium der Fig. 16 herauspräparirt, von der Ventralseite gesehen, *m* Mund, *a* After.

„ 20. Derselbe Embryo von der Seite gesehen.

Fig. 21. Idem schräg von der Ventralfläche mit scharfer einseitiger Beleuchtung gesehen, wodurch die Einwucherungsstelle (*W*) deutlich als Einsenkung sichtbar wird.

„ 22. Derselbe Embryo, mit Picrocarmin gefärbt und in Terpentinöl aufgehellt.

„ 23. P. Edw. Embryo von Fig. 16, gefärbt und durchsichtig gemacht von der Dorsalseite; der After scheint durch (*a*), ebenso eine Anzahl Segmenthöhlen.

„ 24. Dto. Embryo mit 3 äusserlich sichtbaren Segmenten von der Seite gesehen.

„ 25. Dto., noch älterer Embryo; man sieht Segmenthöhlen durchschimmern.

„ 26. Dto., mit 11 äusserlich deutlichen Segmenten.

„ 27. Dto., weiter vorgeschrittener Embryo. (Bisher immer die gleiche Vergr.)

„ 28. Dto., noch älterer Embryo, durchsichtig gemacht, um die Segmenthöhlen zu zeigen. (Etwas stärker vergr.)

„ 29. Derselbe Embryo schwächer vergrössert vor der Behandlung mit Terpentin, von der Ventralseite gesehen.

„ 30. Der nämliche Embryo von der Seite gesehen; die Tentakel machen sich als dorsale Vorragungen der Kopfsegmenthälften bemerkbar (*T*). Vergr. wie Fig. 29.

„ 31. P. Edw. Embryo mit 24 äusserlich sichtbaren Segmenten, schräg von der Seite gesehen; die Extremitätenanlagen treten im vorderen Theil des Embryos stärker vor. (Vergr. wie Fig. 28.)

„ 32. Derselbe Embryo; die 3 ersten Segmente schräg von der Ventralseite gesehen.

„ 33. Etwas älterer Embryo, Vorderende vom Rücken gesehen. *x* zwei kleine Papillen von noch unbekannter Bedeutung.

„ 34. Vorderende desselben Embryos von der Ventralseite gesehen; man erkennt im Innern der Mundhöhle die Anlage des Schlundkopfes (*Sch.*); auch die unsegmentirte Verdickung des Ectoderms zur Bildung des Nervensystems.

„ 35. P. torquatus. Embryo von ungefähr demselben Stadium wie Fig. 34, so zusammengerollt, wie er in der Bruthöhle des Uterus lag. Schwache Vergrösserung.

Tafel VII.

Fig. 36. P. Edwardsii. Embryo vom Stadium Fig. 28, mit lang gezogenem Nabelstrang.

„ 37. Dto. Vorderende eines älteren Embryos, bei dem das erste Extremitätenpaar durch Papillen umwachsen wird; Tentakel und Extremitäten werden scharf abgesetzt und geringelt.

„ 38. Derselbe Embryo, durchsichtig gemacht, von der Ventralseite gesehen; man sieht den Schlundkopf und die unsegmentirte Nervenanlage (*n*).

„ 39. Aehnliches Stadium bei auffallendem Licht, von der Bauchseite gesehen. *z* eine Papille, die sich bei der Ausbildung der Mundorgane betheiligt.

So Oeffnung des Segmentalorgans des II. Extremitätenpaares, spätere in den Mund mündende Drüse.

Fig. 40. P. Edw. Aelteres Stadium, bei dem das I. Extremitätenpaar schon weiter nach der Mitte und in die Tiefe zur Kieferbildung hereingerückt und mehr umwachsen ist.

„ 41. Dto. Längsschnitt durch das junge Uterusende mit Ei. *V* Verdickung des Uterusepithels. I. 3.

„ 42. Dto. Querschnitt durch das junge normale Uterusende. I. 3.

„ 43. Dto. Querschnitt durch dasselbe Uterusstück, an der Stelle, wo ein Ei sich festsetzt. I. 3.

„ 44. Dto. Ei im Uterus (die Eimembran ist etwas zu dick ausgefallen). Vergr. I. 5.

„ 45. Dto. Man sieht zwei Kerne und die Richtungskörperchen. I. 5.

„ 46. Dto. Die Richtungskörperchen scheinen sich aufzulösen. I. 5.

„ 47. Dto. Jüngster Embryo von 16 Zellen im Uterus (Querschnitt). Ende der eigentlichen Furchung. I. 5.

„ 48. Dto. Querschnitt durch einen Embryo von 32 Zellen (im Uterus liegend); Uterusepithel fast vollständig resorbirt. I. 5.

„ 49. Dto. Das nämliche Stadium, aber anders behandelt; man kann keine Zellgrenzen sehen. I. 5.

„ 50. Dto. Aehnliches Stadium; das Uterusepithel beginnt jedoch nach Bildung einer grossen Bruthöhle sich zu regeneriren, und ausserdem haben sich schon Amnionzellen (*Am*) vom Embryo losgelöst. I. 5.

Tafel VIII.

Fig. 51. P. Edw. Querschnitt durch den Uterus mit jüngstem festsitzendem Stadium. I. 3.

„ 52. Dto. Ein Stück der vorigen Figur mit dem Embryo. I. 5.

„ 53—63. Medianschnitte durch junge festsitzende Embryonen von P. Edwardsii. Vergr. I. 5.

53—60. Der Embryo sitzt mit mehr oder weniger weiter Oeffnung dem Uterusepithel an; die Basalzellen sind meist deutlich zu erkennen; im Innern des Embryos öfter ein glänzender Körper, Amnionzellen lösen sich vom Embryo ab. In Fig. 56 hat sich das Uterusepithel abgelöst und contrahirt, sodass es den Embryo eng umgibt; in 59 und 60 hebt sich das Amnion vom Embryo als Membran ab.

61—63. Schluss der Embryonalöffnung, gute Ausbildung des Amnions und Beginn der Einwucherung von Zellen in die Embryonalhöhle (62, 63, *W*).

Tafel IX.

Fig. 64. P. Edw. Nicht ganz medianer Schnitt durch einen Embryo mit seitlich unter demselben vortretender Placenta embryonalis. I. 5.

Fig. 65. Dto. Birnförmiger Embryo; Medianschnitt, die Embryonalhöhle ist ganz ausgefüllt mit Zellen, die von der Einwucherungsstelle (*W*) her eingedrungen sind; sie setzen sich von den Zellen des Nabelstrangs deutlich ab. I. 5.

„ 66. Dto. Medianschnitt eines birnförmigen Embryos im Querschnitt des Uterus. Uterine und embryonale Placenta, sowie Amnion wohl ausgebildet; der Nabelstrang ist hohl geworden und von Entodermzellen des Embryos ausgekleidet. Uteruswandungen nur in ihren Contouren angegeben. I. 3.

„ 67. Dto. Birnförmiger Embryo im Medianschnitt; die Darmhöhle ist aufgetreten; das Entoderm zieht sich aus dem Nabelstrang zurück. I. 5.

„ 68. Dto. Medianschnitt eines ähnlichen Stadiums, nur deutlicher vom Nabelstrang abgesetzt, mit seinen Hüllen und Placenten; die bindegewebige Uteruswand ist weggelassen. O. 5.

„ 69. Dto. Pistolenschaftförmiger Embryo von Fig. 12, nicht ganz genau im Medianschnitt; der Nabelstrang ist nur tangirt; die Einwucherungsstelle ist nach dem Hinterende verschoben. O. 5.

Tafel X.

Fig. 70. P. torquatus. Medianschnitt eines jungen Embryos, der mit breiter Basis von Basalzellen dem Uterusepithel ansitzt; die Bildung der embryonalen Placenta beginnt; einige Amnionzellen liegen dem Embryo auf. I. 5.

„ 71. Dto. Krystalloidbüschel aus dem Uterusepithel der Bruthöhle. I. 7. (Imm.)

„ 72. Dto. Embryo von Fig. 18 im Medianschnitt. O. 5.

„ 73. P. Edw. Uterine und embryonale Placenta nebst Amnion; Querschnitt von Fig. 17. I. 3.

„ 74—77. Dto. Querschnitte von Fig. 15. Vergr. O. 5.
74. Durch die Einwucherungsstelle.
75. Am Hinterrande des Nabelstrangs.
76. Am Vorderrande des Nabelstrangs.
77. Durch die Mundanlage.

„ 78—83. Schemata zur Erläuterung der Entstehung der Keimblätter und der Lageverschiebungen der Einwucherungsstelle. Roth = Ectoderm, gelb = Entoderm, schwarz = Mesoderm; blau = indifferente einwuchernde Zellen; grün = indifferente Zellen, die zum Entoderm werden; violett = Zellen des Ectoderms, von denen aus die Einwucherung stattfindet.
78. Einschichtiger, blasenförmiger Keim, an seiner Ansatzstelle an das Uterusepithel durch die Basalzellen geschlossen (cfr. Fig. 61).
79. Birnförmiger Embryo, ausgefüllt mit indifferenten Zellen von der Einwucherungsstelle her, die auch den Nabelstrang ausfüllen (cfr. Fig. 65 u. 66).
80. Dto. nach Auftreten der Darmhöhle; mit Ausnahme der Einwucherungsstelle ist das Entoderm differenzirt (cfr. Fig. 67 u. 68).

81. Embryo von Pistolenschaftform; die Einwucherungsstelle ist durch einseitiges Wachsthum nach dem Hinterende hin verschoben (cfr. Fig. 69). Durch ungleichmässiges Wachsthum der blassroth angedeuteten Parthie wird das
82. pilzförmige Stadium erreicht (cfr. Fig. 14—15, ferner 74—77). Das Mesoderm hat sich von der indifferenten Einwucherungsstelle aus nach vorn differenzirt, in der Mittellinie nur als schwache Lamelle.
83. Dasselbe Stadium von der Bauchfläche gedacht; von der Einwucherungsstelle aus erstreckt sich das Mesoderm nach vorn mit zwei seitlichen Verdickungen, in den vorn die ersten Segmenthöhlen (Kopfhöhlen) aufgetreten sind.

Tafel XI.

Fig. 84. P. Edw. Querschnitt durch den Embryo Fig. 19; der Schnitt hat die Afteröffnung getroffen, Andeutung der hintersten Segmenthöhlen (*Sh*). O. 5.

„ 85. Dto. Querschnitt durch den nämlichen Embryo, in der Gegend des Nabelstrangs; die Segmenthöhlen sind deutlich, auf jeder Seite sind Theile von zweien derselben getroffen, da sie sich übereinander schieben. O. 5.

„ 86. Dto. Derselbe Embryo, Querschnitt durch das Kopfsegment vor dem Munde. O. 5.

„ 87. Dto. Embryo vom Stadium Fig. 24. Querschnitt durch den Kopf mit der Mundöffnung; es ist noch kein Schlundkopf gebildet; das Mesoderm der Kopfhöhlen liegt (bei Osmiumbehandlung) dem Ectoderm und Entoderm fest an. Dorsal tiefe Einsenkung zwischen den kugeligen Kopfanschwellungen. O. 5.

„ 88. Dto. Der nämliche Embryo; Schnitt durch den Kopf vor der Mundöffnung, um den präoralen, entodermalen Darm zu demonstriren. I. 3.

„ 89. Dto. Embryo vom Stadium der Fig. 28. Querschnitt durch den präoralen Kopftheil, um den ectodermalen Schlundkopf (*Sch.*) zu zeigen, welcher den entodermalen Darmblindsack verdrängt hat. I. 3.

„ 90. Dto. Embryo vom Stadium der Fig. 34 oder wenig älter; Querschnitt hinter der Mundöffnung, da wo das I. Rumpfsegment (S_1) ventral schon das Kopfsegment überdeckt; der ectodermale Schlundkopf ist in seinem hintersten dorsalen Theil noch getroffen (*Sch.*), darüber der dorsale Darmblindsack (*Dbl*), welcher durch Einstülpung des Schlundkopfs entstand. Der Darm hebt sich vom Mesoderm und ventral vom Ectoderm ab zur Bildung der definitiven Leibeshöhle (*Lh*), in welcher einzelne abgelöste Mesodermelemente zu sehen sind. I. 3.

„ 91. Dto. Embryo von ein wenig älterem Stadium. Medianer Längsschnitt durch das Vorderende zur Veranschaulichung der Bildung des Schlundkopfs und der definitiven Leibeshöhle; letztere ist viel weiter geworden und enthält nur im dorsalen Theil Mesodermelemente (*B*). *M* ursprünglicher Mund, jetzt Eingang des Schlundkopfs in den Darm, M_1 secun-

däre Mundöffnung, *Dbl* Darmblindsack über dem Schlundkopf, *Ne* vordere Commissur des Nervensystems. I. 3.

Fig. 92. P. Edw. Embryo vom Stadium der Fig. 90. Querschnitt durch das I. Rumpfsegment unmittelbar vor dem Ansatz des Nabelstrangs, dessen Narbe dorsal zu sehen ist; die Bildung der definitiven Leibeshöhle beginnt (*Lh*), ebenso die Verdickung des Ectoderms zum Nervensystem (*N*) und Wucherungen in der mesodermalen Wand der Segmenthöhlen (*Mes.*) zur Herstellung von canalartigen Hohlräumen. I. 3.

„ 93. Dto. Embryo von Fig. 31. Querschnitt durch die Stelle des Hinterendes, wo sich der primäre After (*a*) durch Verlöthung seiner Ränder schliesst. O. 5.

„ 94. Dto. Derselbe Embryo; Querschnitt einige Schnitte weiter vorn; Erhebung des Ectoderms zur Bildung des definitiven Afters a_1. O. 5.

„ 95. Dto. Derselbe Embryo; Querschnitt noch weiter vorn; der ectodermale Enddarm liegt als geschlossenes Rohr unter dem entodermalen Darm. Einige Schnitte weiter nach vorn endigt er noch blind. O. 5.

„ 96. Dto. Etwas jüngerer Embryo. Querschnitt nahe dem Hinterende zur Darstellung der normalen Verhältnisse der Keimblätter und Mesodermhöhlen. O. 5.

Nachtrag.

Aus Versehen wurde auf pag. 191 in der Anmerkung vergessen, zu bemerken, dass auch Metschnikoff mehrfach schon die Gastrulabildung durch Einstülpung als secundären und abgekürzten Vorgang dargestellt hat. Ferner möge zu pag. 220 nachgetragen werden, dass Repiachoff im „Zool. Anzeiger No. 131, 1883“ auf Grund von Ansichten Metschnikoffs, die derselbe in seinen „Entwicklungsgeschichtlichen Beiträgen“ (Mél. biol. Bull. Acad. Pét. 1868 u. 1869) ausspricht, den Säugethierkeim als ungeschlechtlich durch Knospung von einer rudimentären geschlechtlich erzeugten Person gebildetes Individuum ansieht, was des Näheren in den citirten Abhandlungen nachgesehen werden wolle.

Die Metamorphose von Aulastoma gulo.

Von

R. S. BERGH

aus Kopenhagen.

Mit Taf. XII—XV.

Einleitende Bemerkungen.

In der Entwicklungsgeschichte der Blutegel kann man nach den bereits vorliegenden Untersuchungen zwei Haupttypen unterscheiden, welche den zwei systematischen Hauptgruppen der genannten Thiere entsprechen. Die Rhynchobdelliden[1]) sind entwicklungsgeschichtlich charakterisirt durch die Ablagerung der Nahrungsstoffe in den Eiern selbst und durch das relativ sehr späte Auftreten der Fähigkeiten der Bewegung und activen Nahrungsaufnahme, sowie, was hiermit in Verbindung steht, dadurch, dass die Embryonen sehr spät die Eihülle durchbrechen. Im Gegensatz hierzu sind die Eier der Gnathobdelliden sehr arm an Nahrungsdotter, sie werden in eiweissgefüllten Cocons abgelegt, innerhalb welcher sie die Eihülle bald durchbrechen und durch Aufnahme von Eiweiss unter allmählicher Veränderung ihrer Körperform schnell

[1]) Von diesen sind die Ichthyobdelliden noch nicht näher embryologisch untersucht worden; doch weiss man so viel, dass sie grosse, nahrungsdotterreiche Eier haben, und dass die Embryonen nicht dem eiweissschluckenden Typus angehören. Von Branchiobdella, von deren Entwicklung neuerdings Salensky eine Untersuchung geliefert hat (Biolog. Centralblatt II, pag. 203 bis 208), wird hier abgesehen, weil die Hinführung dieser Gattung zu den Oligochaeten nicht richtig ist (Gegenbaur, W. Voigt).

anwachsen. Und mit dieser Verschiedenheit der Lebensverhältnisse gehen natürlich morphologische Verschiedenheiten Hand in Hand. Es wird bei der letztgenannten Gruppe sehr frühzeitig ein muskulöser Schlund ausgebildet, welcher bei den Rhynchobdelliden erst viel später auftreten soll; auch findet sich bei den ersteren sehr früh eine mehr oder weniger entwickelte Muskulatur der Leibeswand, welche bei den Embryonen der letzteren noch nicht auftritt; endlich haben jene eigenthümliche Organe, sog. Urnieren, welche diesen abgehen.

Innerhalb der Familie der Gnathobdelliden liessen sich wieder zwei Modifikationen des eiweissschluckenden Typus aufführen, von denen die eine durch die Gattung Nephelis, die andere durch den medizinischen Blutegel vertreten wird. Die Jungen jener haben einen hervortretenden, flimmernden Kopfzapfen, einen einfacher gebauten Schlund, und schwächer entwickelte Urnieren und Körpermuskulatur; bei diesen ist an keinem Stadium ein eigentlicher Kopfzapfen vorhanden, dagegen ist der Schlund von einem viel komplizirteren Bau, sowie die Urnieren und die Muskulatur der primitiven Leibeswand hoch entwickelt.

Den Gegenstand für die vorliegende Abhandlung bilden einige Hauptpunkte in der Entwicklung von Aulastoma gulo, dessen Junge noch nicht studirt wurden. Dieselben schliessen sich, wie zu erwarten war, im Bau und in der Entwicklungsweise denen von Hirudo genau an. Die Entwicklung letztgenannter Gattung war früher zweimal Gegenstand sorgfältiger Untersuchungen, nämlich schon in den Zwanziger Jahren von E. H. Weber[2]) und später und viel eingehender von Rud. Leuckart.[3]) Wenn man indessen erwägt, wie bedeutende Fortschritte die Embryologie seit Leuckart's Untersuchungen in jeder Beziehung gemacht hat, wird es nicht befremden, dass man sich wieder der Entwicklung eines diesem Typus angehörigen Thieres zugewendet hat, umsomehr als die Jungen von Hirudo und Aulastoma zu den schönsten embryologischen Objekten unter den wirbellosen Thieren gehören.

Die Vorgänge, welche es bei dieser Untersuchungsreihe nachzuweisen gelang, müssen dazu führen, den genannten Entwicklungs-

---

[2]) E. H. Weber, Ueber die Entwicklung des medizinischen Blutegel's. Meckel's Archiv, Jahrg. 1828, pag. 366—418.

[3]) R. Leuckart, Die Parasiten des Menschen. Bd. I, 1863, pag. 686—714.

typus im Gegensatz zu früheren Forschern und der in den Lehrbüchern befolgten Darstellung nicht als direkte Entwicklung zu bezeichnen, sondern im Gegentheil als eine sehr komplizirte Metamorphose, die innerhalb des Cocons durchlaufen wird. Es finden sich eine Reihe von vorübergehenden, provisorischen Bildungen und Organe, und der Körper des Blutegels entwickelt sich mit einziger Ausnahme des Mitteldarmepithels aus vier embryonalen Keimen (indifferenten Zellgruppen). Die von früheren Autoren sogenannten Embryonen müssen demgemäss (nach Ausschlüpfen aus der Eihülle) als Larven bezeichnet werden. Es wird vielleicht auf den ersten Blick befremden, dass man diese Entwicklung im Cocon als Metamorphose betrachten will; wer indessen dies nicht thut, der ist konsequenterweise gezwungen, z. B. die Verwandlung der Bienen auch als solche zu streichen, da sich die Larven dieser auch nicht frei, sondern in den (ebenso wie die Blutegelcocons) aus einem Hautsekret gebildeten Wachszellen entwickeln.

Es könnte scheinen, als hätte Leuckart dies schon erkannt. Er schreibt nämlich (l. c. pag. 700): „In der Entwicklungsgeschichte von Hirudo folgen sich also zwei voneinander verschiedene Embryonalzustände, von denen der zweite eine ungleich höhere Ausbildung hat und direkt in den vollendeten Zustand überführt, während der erste mehr die Bedeutung eines provisorischen Larvenzustandes besitzt.“ Indessen geht es deutlich genug hervor, dass dieses nur gesagt ist, um den Gegensatz zwischen der Entwicklungsweise des „Primitivstreifens“ bei Hirudo und bei den Arthropoden hervorzuheben, indem nämlich der Embryo jenes schon zu dieser Zeit ein „individuelles Leben“ führen soll, während dies bei den meisten Arthropoden erst nach Ausbildung des genannten Gebildes eintritt. Leuckart hat denn auch nicht, mit Ausnahme der Urnieren, irgendwelche provisorische Organe nachweisen können, und selbst bezüglich der Urnieren hat er ihr endliches Schicksal nur vermuthet, nicht exakt nachgewiesen. In Bezug auf das allgemeine Verständniss der Entwicklung ist er nicht so weit wie sein Vorgänger Rathke gekommen. Nichtsdestoweniger war auch Leuckart auf dem richtigen Wege, hauptsächlich aber wegen der unvollkommenen damaligen Technik gelang es weder ihm noch Rathke, Beweise für ihre Vermuthungen zu liefern.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden theils im zoologisch-

zootomischen Institut zu Würzburg im Zeitraume von Juli 1883 bis Februar 1884 angestellt, theils in Överöd (Seeland, Dänemark) in diesem Sommer fortgesetzt. Es sei ausdrücklich bemerkt, dass gleichzeitig die Entwicklung von Nephelis und Clepsine eingehend studirt wurde, und dass ich die Ergebnisse über die erstgenannte Gattung in einer sehr nahen Zukunft veröffentlichen werde.

Die Cocons von Aulastoma wurden in grosser Menge in den Ufern vom Quellenbach (am Rande des Würzburger Glacis), sowie von Sölleröd See (bei Överöd) aufgegraben; auch gelingt es unschwer, die aufgegrabenen Thiere in kleinen feucht gehaltenen Terrarien zur Eiablage zu bringen. — Was die Untersuchungsmethoden betrifft, so kann man die lebenden Larven in 1—2% Kochsalzlösung beobachten, worin sie sich stundenlang lebend erhalten; die Hauptuntersuchung ist indessen an gefärbten Präparaten auszuführen. Als Reagentien für momentane Fixirung der Gewebe eignen sich in früheren Stadien am besten Osmiumsäure (sehr verdünnte Lösung), in späteren konzentrirte Sublimatlösung; auch kann Pikrinschwefelsäure mit Vortheil angewandt werden. Als Färbungsmittel ist auch hier Pikrocarmin vortrefflich. Die Schnittserien wurden mit dem vorzüglichen Mikrotom von Jung ausgeführt.

Die Larven vom Hirudotypus bieten bekanntlich gegenüber den Jungen anderer Blutegel bedeutende Vortheile für die Untersuchung dar. Die Körperwand ist eine sehr dünne, aber ziemlich feste Lamelle, die durch eine sehr geräumige Leibeshöhle von der Darmwand getrennt ist und sich desshalb mit Leichtigkeit von dieser abpräpariren lässt, sich somit vorzüglich als Flächenpräparat eignet. Und die Rumpfkeime (= Keimstreifen der Autoren) sind in späteren Stadien fast gerade (im Gegensatz zu Nephelis und besonders zu Clepsine), also für das Führen von Schnittserien äusserst günstig. Die Gewebselemente endlich sind so schön, dass sie sich meistens als Demonstrationspräparate eignen.

Bevor ich jetzt zu meiner Schilderung übergehe, sei es mir nur noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Semper meinen Dank auszusprechen für das Viele, das ich aus seiner anregenden Lehrthätigkeit geschöpft habe.

I. Orientirende Beschreibung der ausgebildeten Larve.

Es wird am zweckmässigsten sein, mit der Schilderung der jüngsten solcher Larven anzufangen, die in Bezug auf die provisorischen Organe im wesentlichen fertig ausgebildet sind. Es muss hierbei bemerkt werden, dass es kaum möglich sein würde, innerhalb engerer Grenzen eine bestimmte Grösse für diese Larven anzugeben; es hängt eben die Grössenzunahme in hohem Grade von der individuellen Fähigkeit des Eiweissschluckens ab: man trifft Larven von dem genannten Stadium von 2 mm Länge und darüber, und solche, die morphologisch und histologisch ganz ebenso weit ausgebildet sind, die aber nur eine Länge von wenig mehr als 1 mm erreicht haben. Und eine solche Grössenvariation findet sich in allen anderen Larvenstadien. Ausserdem verdient noch notirt zu werden, dass die einzelnen Organe keineswegs immer bezüglich ihres Ausbildungsgrades miteinander Schritt halten, dass hingegen bei den einen z. B. die Urnieren weiter sind, während der Schlund mehr zurück ist, bei den anderen umgekehrt. Die Stadien können desshalb nur in ziemlicher Allgemeinheit charakterisirt werden, und lassen sich dann die hier zu beschreibenden Larven folgendermaassen kennzeichnen: Die Körperform ist oval, Leibeswand und Darmwand sind weit von einander getrennt; erstere lässt die durch die Quermuskulatur hervorgerufene Streifung erkennen. An der Bauchseite, ziemlich nahe dem Vorderende, liegt der Schlund, der noch einfach sein kann (Fig. 3), gewöhnlich aber in Schlundkopf und Oesophagus gesondert ist (wie in Fig. 4); hinter dem Munde erkennt man die streifenförmigen, verschmolzenen Rumpfkeime und zu den Seiten dieser die vier Paare von ringförmigen Urnieren; die Kopfkeime sind nicht so ohne Weiteres sichtbar.

Alle die erwähnten Gebilde zerfallen in zwei scharf gesonderte Kategorien: diejenigen Theile, die schon in spezifische Funktion getretene Elemente und Organe darstellen, und solche, die noch ganz indifferente Zellmassen sind und zum Aufbau des definitiven Blutegelkörpers direkt verwendet werden. Der ersten Abtheilung sind folgende Theile zuzurechnen: die primitive Epidermis und die darunter liegenden Muskel- und Nervenzellen der Körperwand, der

Darmkanal, die Urnieren. Zur letzteren Art gehören nur die Kopf- und Rumpfkeime.

Die Epidermis oder das primitive Ectoderm, welche die allseitige, nur durch die Mundöffnung unterbrochene Begrenzungsschicht des Körpers bildet, ist ein einfaches Plattenepithel, bestehend aus sehr platten Zellen, deren gegenseitige Begrenzungen nicht sichtbar sind und sich nur durch ihre in verschiedener Entfernung von einander gelegenen Kerne kundgeben. Letztere sind rundlich oder oval abgeplattet; ihr Kernkörperchen ist ziemlich gross und färbt sich durch Pikrocarmin hell rosa, wogegen der Kern selbst farblos bleibt. In Figg. 8, 9, 14 sieht man in der als homogene Grundlage erscheinenden Epidermis die zerstreuten Kerne in grosser Anzahl.

Die Muskulatur besteht aus zwei verschiedenen Arten von (glatten) Elementen, die eine sehr verschiedene Anordnung zeigen. Die einen sind kleiner und liegen, wo sie vorkommen, ziemlich dicht aneinander, bilden sogar an einigen Stellen eine echte muscularis, wenn man will; die anderen sind so gross, dass man die durch sie hervorgerufene Streifung des Larvenkörpers schon bei Lupenvergrösserung sieht. Die erstgenannten Fasern bilden in der ganzen Rückenfläche ein ziemlich breites Längsband, das nach hinten zu schwächer wird; genau am hinteren Körperende strahlen solche Muskelfasern von einem gemeinsamen Centrum aus (Fig. 8). In der Nähe der Mundöffnung wird diese Schicht immer breiter und biegt rings um dieselbe nach der Bauchseite um, wo sie auch im vorderen Theile in der Längsrichtung nach hinten verläuft, um hier immer schwächer zu werden und schliesslich aufzuhören; einige dieser Schicht angehörigen Fasern jedoch, die zu den Seiten des Schlundes liegen, verfolgen nicht die erwähnte Verlaufsrichtung, sondern biegen als querverlaufende Fasern vor und hinter dem Schlund um, sodass um die Mundöffnung ein vollständiger Hautringmuskel hergestellt wird (Fig. 14). An den Seitenflächen ist die Leibeswand von dieser Art von Muskelzellen frei. Die Kerne dieser sind lang und schmal, das Kernkörperchen färbt sich sehr intensiv und füllt den grössten Theil des Kernes aus.

Die Muskelzellen der anderen Art sind grösser und breiter, sie bilden nirgendswo eine eigentliche muscularis, sondern sind immer durch ziemlich breite Zwischenräume von einander getrennt und

liegen, wo die ersterwähnten vorhanden sind, innerhalb dieser. Sie sind hauptsächlich quer angeordnet (Figg. 8, 14), sodass sie zusammengenommen gewissermaassen einen Ringmuskel der Leibeswand darstellen. Am Hinterende sind sie etwas mehr unregelmässig angeordnet, und zu den Seiten der Mundöffnung haben sie einen radiären Verlauf (Fig. 14), hinter und vor derselben halten sie jedoch ihre quere Richtung genau ein. Sonderbar genug müssen also die Längsmuskulatur hier als Sphincter, die Quermuskeln als Dilatatoren der Mundöffnung wirken. — Die Quermuskelzellen sind lang und laufen ungeheuer fein aus, ausserdem verästeln sie sich und anastomosiren mit anderen, benachbarten Fasern (Fig. 9). Von der Fläche betrachtet, ist das Protoplasma dieser Muskelzellen schwach, an Längs- und Querschnitten zeigt es sich dagegen sehr stark lichtbrechend (Figg. 23, 24, 25).

Bei einigen, dem oben charakterisirten Stadium angehörigen Larven sind diese Muskelfasern an allen Regionen der Körperwand gleich weit ausgebildet; bei anderen, die in dieser Hinsicht weniger entwickelt sind, finden sie sich an der Bauch- und an den Seitenflächen fertig ausgebildet, dagegen liegen sie in der Mitte der Rückenfläche (innerhalb des erwähnten Längsmuskelbandes) einander noch dicht an und haben keineswegs ihre volle Länge und spätere Form erreicht; verfolgt man nun diesen dorsalen Streifen nach vorn und hinten, dann findet man an beiden Stellen eine dichte Anhäufung von grossen Zellen, die besonders in der Mitte einen noch ziemlich indifferenten Charakter zeigen, während sie an den Seiten im Begriffe sind, sich in Spindelzellen umzubilden (Fig. 8). Der vordere dieser Zellenhaufen liegt genau am Vorderende, dicht vor dem Schlunde; der hintere bezeichnet genau das Hinterende der Larve und ist das Centrum der erwähnten Ausstrahlung der feineren Muskelfasern. Die Quermuskulatur bildet sich somit zuerst an der Bauch- und an den Seitenflächen aus, dann an der Rückenfläche und zuletzt am vorderen und hinteren Körperende.

Leuckart (l. c. pag. 693) hat eine recht gute Darstellung des Muskelsystems der Larve des medizinischen Blutegels gegeben, die im Wesentlichen mit der hier gelieferten übereinstimmt. Dass die Längsmuskeln nur in der Längslinie des Rückens und Bauches, nicht an den Seiten verlaufen, gibt er jedoch nicht an, ebensowenig die Ausstrahlung derselben am Hinterende, auch hat er keine An-

gaben über die verschiedenzeitige Ausbildung der Quermuskulatur in verschiedenen Regionen.

Zwischen den Muskelfasern findet sich überall an der Leibeswand zerstreut eine ziemliche Anzahl spindelförmiger oder mehrfach verzweigter Zellen, deren Ausläufer oft ungeheuer lang und fein ausgezogen sind (Figg. 8, 10, 14). Diese Ausläufer zeigen oft sehr deutliche Varikositäten (Fig. 10) und setzen oft die einzelnen Zellen miteinander in Verbindung, sodass ein deutlicher Plexus hergestellt wird. Sind sie spindelförmig, so liegen sie meistens mit ihrer Längsachse parallel der Längsachse des ganzen Körpers, also senkrecht zum Verlauf der gröberen Muskelfasern. Das Protoplasma dieser Zellen färbt sich in Pikrocarmin viel stärker als dasjenige der Epidermis- und Muskelzellen; der Kern ist rundlich, mit intensiv sich färbendem, mässig grossen Kernkörperchen.

Es wird wohl eine nicht unberechtigte Hypothese sein, diese Zellen als Nervenzellen zu betrachten. Theils sprechen dafür die erwähnten histologischen Befunde, theils — und das ist ein ebenso schwer wiegender Grund — ist die Existenz eines Larvennervensystems nicht in Abrede zu stellen. Es ist heutzutage kein Thier bekannt, wo spezifisch ausgebildete Muskelzellen vorkommen, ohne dass auch Nervenelemente vorhanden wären. Nun findet sich — das steht nach einer genauen Zergliederung fest — kein anderes Larvennervensystem, und das definitive, in den embryonalen Zellmassen der Kopf- und Rumpfkeime enthaltene Nervensystem des Blutegels ist noch nicht als solches erkennbar, noch nicht in Ganglienzellen und Fasersubstanz ausgebildet, also noch nicht in Funktion getreten. Wird hieran festgehalten, dann muss man den oberflächlichen Zellenplexus als Nervensystem der Larve deuten, und dasselbe stimmt in seinem einfachen Bau sehr gut mit den Befunden bei sehr niederen Thieren, sowie bei anderen Larven (bei Coelenteraten und bei den Polychaetenlarven nach Kleinenberg.[4]) Es lässt sich gegen diese Deutung kein einziger erheblicher Einwand machen.

Auch Leuckart hat (l. c. pag. 694) die eben erwähnten Zellen gesehen, war indessen „mehr geneigt, dieselben als Bindegewebs-

[4]) N. Kleinenberg, Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anelidi. Reale Accademia dei Lincei 1880—1881. Tom. X, pag. 421—430.

elemente aufzufassen", obgleich er auf die Aehnlichkeit mit Nervenzellen hinweist. Uebrigens finden sich, besonders in der Nähe der Urnieren, auch Zellen anderer Art, die oft kürzere Ausläufer haben, und deren Protoplasma sich schwach färbt. Das Wort „Bindegewebszellen" ist indessen auch für diese Elemente als unpassend abzuweisen.

Der Darmkanal setzt sich aus zwei ganz verschiedenartigen Theilen zusammen, die als Schlund und Mitteldarm zu bezeichnen sind. Das Wort „Vorderdarm" ist hier absichtlich vermieden, weil damit gewöhnlich von den Embryologen ein solcher Schlund bezeichnet wird, der nach seiner Entstehung aus dem primitiven Ectoderm direkt in den definitiven Schlund sich ausbildet, was hier nicht der Fall ist. Der Mitteldarm ist hinten blind geschlossen.

Der Schlund zeigt bei den jüngsten Larven dieses Stadiums (Fig. 3) nur eine Abtheilung (die annähernd von derselben Form ist, wie der spätere Schlundkopf); gewöhnlich aber zerfällt er in zwei Theile, die sich als Schlundkopf und Oesophagus unterscheiden lassen (Fig. 4). Ersterer hat etwa die Form einer Halbkugel oder eines stumpf abgerundeten Kegels, der mit seiner Grundfläche an die Leibeswand grenzt und sich nach innen zu verjüngt. Er zeigt einen überraschend komplizirten Bau, besteht nämlich aus folgenden vier leicht unterscheidbaren Schichten. Die innerste, welche die unmittelbare Begrenzung der Mundhöhle bildet, ist ein plattes niedriges Epithel, worin keine Zellgrenzen nachzuweisen sind, in dem aber spärlich zerstreute Kerne liegen. Dasselbe stimmt somit in seinem ganzen Verhalten (sowie in seinem späteren Schicksale) mit dem äusseren Körperepithel überein, in das es sich an der Mundöffnung unmittelbar fortsetzt und aus dem es höchst wahrscheinlich entstanden ist; hinten geht es in das Oesophagusepithel über. — Diesem Epithel des Schlundkopfes dicht anliegend findet sich eine starke, in eine homogene Grundmasse eingelagerte Ringmuskelschicht; besonders an Sagittalschnitten, wo man die Ringmuskelfasern quergeschnitten sieht, ist die Grundmasse deutlich. Diese Schicht ist in der Nähe der Mundöffnung sehr mächtig; es finden sich hier viele Fasern auf derselben Höhe; nach hinten zu nimmt sie allmählich ab. — Die dritte Art von Elementen im Schlundkopf bildet nicht so wie die erste, zweite und vierte eine zusammenhängende Schicht, sondern verlaufen als radiäre Muskelzellen

in einer sehr geräumigen Höhle, die als Schlundwandhöhle bezeichnet werden kann und sowohl nach aussen wie nach innen ganz allseitig begrenzt ist. Die erwähnten Radiärmuskelzellen zeigen in ihrem Bau mit den Quermuskeln der Körperwand einen hohen Grad von Uebereinstimmung, auch sind sie wie diese an ihren Enden verästelt, bisweilen sogar sehr stark (Fig. 18). Nach innen zu durchsetzen sie die Grundmasse der Ringfaserschicht, um sich ans Epithel selbst zu inseriren; nach aussen heften sie sich mit feinen Fäden an die gleich zu erwähnende vierte Schicht an. Ihr Verlauf ist (im Verhältniss zur Längsachse des Schlundkopfes) im vorderen Theile genau senkrecht, im hinteren Theile laufen sie mehr schräg von aussen und hinten nach innen und vorn. Die Kerne sind gross, rundlich oder oval, mit intensiv sich färbenden Kernkörperchen. — Die vierte Schicht endlich wird von epithelartig angeordneten Zellen gebildet; sie stellt die äussere Begrenzung des Schlundkopfes gegen die primitive Leibeshöhle dar und kann als äusseres Schlundepithel bezeichnet werden. Sie besteht aus sehr platten, uhrschälchenförmigen Elementen, die mit ihren Rändern dicht aneinander stossen, und deren Concavität nach innen sieht. Das Protoplasma bildet eine ungeheuer feine Lamelle; der scheibenförmig-rundliche Kern liegt in der Mitte, das Kernkörperchen füllt ihn bei Weitem nicht aus. Besonders an ihren Rändern, doch auch in vielen Fällen an ihrer Fläche, sieht man feine Fortsätze nach innen ziehen, die scheinbar den Zellen selbst angehörig sind; indessen zeigt sich bei genauerer Untersuchung (besonders an Schnitten) deutlich, dass sie den Radiärmuskeln angehören, die sich, wie gesagt, hier ansetzen.

Wie aus der oben gegebenen Darstellung hervorgeht, wird die Muskelwirkung, durch welche die Thätigkeit des Schlundes zu Stande gebracht wird, durch eine sehr reichhaltige Gruppirung erreicht, indem sowohl Radiär- und Ringfasern der Haut, wie auch solche des Schlundkopfes selbst dazu beitragen. Erstere bewirken die Oeffnung resp. Schliessung der Mundöffnung, letztere das weitere Befördern des Eiweisses nach innen.[5])

---

[5]) Am hinteren Rande des Schlundkopfes zeigt sich im primitiven Ectoderm ein Halbkreis von 8—10 ungewöhnlich grossen Kernen mit unregelmässig geformten Kernkörperchen (Fig. 14). Was dieselben für eine Bedeutung haben, ist mir unklar geblieben.

Bei solchen Larven dieser Stadien, denen der Oesophagus noch fehlte, zeigten die zwei äusseren Schichten des Schlundkopfes einen unvollkommenen Bau, indem keine eigentliche Schlundwandhöhle ausgebildet war und weder die Radiärmuskelzellen noch die Elemente des äusseren Epithels in ihren definitiven Formen hervortraten, sondern erstere nur kurz und dick waren und keine Verzweigungen zeigten, und die letzteren ganz solide, nicht so in der Fläche ausgebreitete und nach innen ausgehöhlte Protoplasmamassen darstellten. Besonders an den Seiten waren die Zellen sehr wenig ausgebildet, während sie sich vorn und hinten mehr ihrer definitiven Form näherten. Die Schlundwandhöhle war auch an jenen Stellen am wenigsten ausgebildet, es fanden sich zwischen den Zellen nur einzelne Hohlräume, die mit einander in keiner Verbindung standen. Wenn diese mit dem weiter unten zu besprechenden Befunde bei noch jüngeren Larven zusammengehalten wird, resultirt daraus, dass die Schlundwandhöhle durch Auseinanderweichen von ursprünglich dicht aneinander liegenden Zellen und durch Verschmelzung der in dieser Weise gebildeten einzelnen Hohlräume entsteht.

Der Oesophagus, in den sich der Schlundkopf fortsetzt, zeigt im Gegensatz zu diesem einen sehr einfachen Bau, indem er von den vier Schichten desselben nur das innere, platte Epithel (ohne deutliche Zellgrenzen, aber mit zerstreuten Kernen) besitzt; aus diesem ist er entstanden durch Wachsthum nach innen und oben (ohne Begleitung der übrigen Schichten).

Der mit dem eben beschriebenen Schlund sehr übereinstimmende Apparat vom medizinischen Blutegel wurde von Leuckart (l. c. pag. 691—692) ausführlich beschrieben, jedoch in einer etwas flüchtigen Weise und ohne brauchbare Abbildungen. Das innere Epithel wird nicht erwähnt, und die Radiärmuskeln hat er ganz übersehen; die Ringmuskulatur dagegen hat er beobachtet, und ebenso beschreibt er die uhrglasförmigen Zellen, hält sie aber für contractile Elemente, für Radiärmuskeln. Der Oesophagus ist entweder von Leuckart übersehen worden oder er fehlt bei Hirudo (im Gegensatz zu Aulastoma). — Die kurze Beschreibung, die Robin[6]) vom Hirudoschlund gibt, ist vollkommen unbrauchbar.

---

[6]) Ch. Robin, Mémoire sur le développement embryogénique des Hirudinées. Mém. de l'Acad. de l'institut de France. Tom. XI, 1875, pag. 273.

Der Mitteldarm ist durch die Leibeshöhle weit von der Leibeswand getrennt; er ist ein einfacher, die Form des ganzen Körpers einigermaassen wieder gebender und nach hinten blind endigender Sack, der den allergrössten Raum des Körpers einnimmt. Seine Wand ist sehr einfach; sie war ursprünglich ein aus wenigen Zellen zusammengesetztes Epithel, dessen Zellen jedoch alle mit einander in eine Masse verflossen sind; es stellt gewissermaassen ein zusammenhängendes Plasmanetz dar, in dessen Maschenräume zahllose Kugeln von homogenem, aufgenommenem Eiweiss in den verschiedensten Grössen eingelagert sind (Figg. 22,[7]) 28). Bei flüchtiger Untersuchung könnte es scheinen, als sei jede grössere Eiweisskugel mit umliegendem Protoplasma eine Zelle, indessen stellt sich bald heraus, dass weder Zellgrenzen wahrzunehmen sind, noch Zahl und Lagerung der Kerne derjenigen jener Eiweisskugeln entspricht, sondern dass oft mehrere Kerne um so eine herum liegen. Das Mitteldarmepithel ist somit nicht durch einfache, fortgesetzte Theilung der sehr früh (während der Furchung) auftretenden und durch Eiweissaufnahme anschwellenden Entodermzellen entstanden, sondern durch Verschmelzung dieser Zellen und fortgesetzte Kerntheilung ohne entsprechende Sonderung der Plasmamassen. — Die Darmhöhle ist von formlosem, verschlucktem Eiweiss prall gefüllt. Ein Enddarm fehlt vollkommen.

Ueber das histologische Verhalten des Entoderms hat Leuckart keine näheren Angaben. —

Von den schon spezifisch ausgebildeten Theilen sind nur noch die Urnieren zu erwähnen, deren bei Aulastoma konstant vier Paare vorhanden sind. Dieselben liegen an der Ventralfläche, das erste Paar etwa zu den Seiten der mittleren Parthie der Rumpfkeime, das zweite Paar am Hinterende dieser, das dritte und vierte Paar hinter diesem, zwischen ihm und dem Hinterende des ganzen Körpers (das durch die Ausstrahlung der feineren Muskeln bezeichnet wird; Fig. 8). Die Urnieren des vierten Paares sind einander und der Mittellinie etwas genähert; die vorderen Paare haben eine mehr länglich gestreckte, die hinteren eine mehr kreisrunde Form (Fig. 8). Was den Bau dieser Organe betrifft, so lassen

[7]) In dieser Figur liegen sich Ectoderm und Entoderm dicht an, was an den meisten Stellen der Präparate übrigens nicht der Fall ist.

sie (besonders bei jungen Larven) die Zusammensetzung aus Zellen deutlich erkennen. Es sind kreisförmig geschlossene Organe, die aus zwei Zellreihen zusammengesetzt sind (Fig. 8), gewöhnlich doch mit Ausnahme des mittleren Theils vom medialen Rande, wo die Zellen oft dichter gehäuft sind; hinter oder vor dieser Anhäufung findet sich dann oft an einer kurzen Strecke nur eine Reihe von Zellen. Jedoch kann der Kreis auch in seiner ganzen Ausdehnung gleichmässig sein. In den vorderen Paaren erkennt man schon in diesen Stadien (Fig. 8) die Kanalbildung, indem zwischen und in den Zellen mehrere nebeneinander verlaufende, hier und da anastomosirende, röhrenförmige Hohlräume sich gebildet haben. Gleichzeitig hiermit werden auch die Zellgrenzen undeutlicher und die Zellen werden länglich ausgezogen, sodass sie einen ganzen oder halben Hohlcylinder darstellen.

Leuckart, der bei Hirudo (wo drei solche Urnierenpaare vorhanden sind), die späteren Stadien ausführlich beschreibt, hat über diese frühen Entwicklungsstufen keine Beobachtungen.

Von den beiden obengenannten Bildungen, die noch auf einer ganz embryonalen Stufe verharren, sind zuerst die Kopfkeime zu erwähnen.[8]) Dieselben liegen vor dem Schlundkopfe, eingekeilt zwischen diesem und der Epidermis, und bilden hier gewöhnlich bei

[8]) Es dürfte hier an seinem Platze sein, eine Rechtfertigung für die an einem anderen Orte (Zool. Anz. 1884, Nr. 160) eingeführten Benennungen „Kopfkeime“ und „Rumpfkeime“ zu geben. Erstere entsprechen (wenn vereinigt) ihrer Lage nach dem, was von mehreren, besonders modernen Embryologen als „Scheitelplatte“ genannt wird, aus der (z. B. bei Oligochaeten) sich, wie es scheint, das Gehirn allein bildet. Das Wort „Scheitelplatte“ ist wenigstens bei Blutegeln (wie bei Mollusken u. a.) hierfür zu vermeiden, weil damit gewöhnlich unterstellt wird, dass dieselbe eine ursprünglich mediane Bildung sei, was bei den genannten Thieren nicht der Fall ist, und weil es Niemanden einfallen würde, die entsprechenden Gebilde bei den Nemertinen (vergl. weiter unten) mit diesem Namen zu belegen. Auch die von Semper vorgeschlagene Benennung „Sinnesplatten“ ist für diese Gebilde weniger zweckmässig, weil sich aus ihnen (ausser dem Nervensystem) noch Muskeln und Bindegewebe entwickeln, wie Semper selbst (bei Nephelis) erkannte. Was das Wort „Rumpfkeime“ betrifft, so ist gegen die alten Benennungen „Keimstreifen“, „Embryonalstreifen“, „Primitivstreifen“, „Bauchstreifen“, „Bauchplatten“ schon mehrfach opponirt worden, und ist in neuerer Zeit u. a. vorgeschlagen worden, dieselben als „Mesodermstreifen“ (auch bei Blutegeln) zu bezeichnen. Hiermit ist indessen Nichts gewonnen, im Gegentheil. Denn dann würde sich bei den Blutegeln das sonderbare Verhalten heraus-

Larven dieser Altersstufe eine breite, drei- oder vierlappige Zellenmasse, deren seitliche Anschwellungen mächtiger sind, als die mittleren (Fig. 14). In diesem Zustande sind sie also schon vereinigt; indessen findet man auch Larven von etwa diesem Stadium, bei welchen nur eine ganz dünne Brücke von der einen seitlichen Anschwellung zur anderen hinzieht, ohne sich noch mit diesem verbunden zu haben und bei denen eine mittlere Anschwellung vollkommen fehlt (Fig. 15). Die Kopfkeime vereinigen sich sehr früh mit einander, ebenso wie die Rumpfkeime bei Aulastoma (im Gegensatz zu Nephelis). An den hier erwähnten Stufen ist noch keine Spur von Sonderung verschiedenartiger Theile in den Kopfkeimen zu beobachten; die kleinen Zellen sind alle gleichartig und ganz indifferent.

Die Kopfkeime sind von Leuckart (l. c. pag. 705—706) in diesem Stadium richtig beschrieben und wurden von diesem Forscher als Anlage des Gehirns allein angesehen, eine Ansicht, der sich auch auf den ersten Blick wohl jeder Beobachter anschliessen würde. Inwiefern sie indessen richtig ist, soll unten gezeigt werden.

Die Rumpfkeime sind schon in diesem Stadium konstant vereinigt und bilden einen viel mächtigeren und in die Augen springenden Streifen als die Kopfkeime. Sie erstrecken sich bis an die hintere Peripherie des Schlundkopfes an der Ventralseite und stehen mit den Kopfkeimen in keiner Verbindung (Fig. 14); nach hinten endigen sie etwas vor dem Hinterende des ganzen Larvenkörpers; am hinteren Pol der erwähnten Gebilde finden sich jederseits fünf sehr grosse rundliche Zellen (Fig. 8) mit grossen Kernen. Die übrigen Zellen der Rumpfkeime sind viel kleiner und länglich gestreckt, im hinteren Theil ziemlich deutlich in Reihen angeordnet, die sich auf die erwähnten grösseren Zellen zurückführen lassen und als Descendenten dieser zu betrachten sind; von diesen letz-

stellen, dass nicht nur das Nervensystem (Bauchkette), sondern auch die definitive Epidermis aus den Mesodermstreifen entstehen sollte. Die genannten Benennungen sind alle zu verwerfen, weil durch dieselben das ganz unwesentliche Moment, die Streifen- oder Plattenform besonders hervorgehoben wird, weil ferner die Identität mit den bei den Nemertinen vorkommenden Bildungen unberücksichtigt wird, endlich weil durch die genannten Wörter die entwicklungsgeschichtlich nachweisbare Homodynamie der Kopf- und Rumpfanlagen, die typisch bei allen Anneliden hervortritt, gar nicht betont wird.

teren liegt eine mehr nach aussen, eine mehr nach innen und drei ganz nach hinten. Dieselben können als Scheitelzellen der Rumpfkeime bezeichnet werden, um die botanische Terminologie zu befolgen. — In ihrem vorderen Theil lassen die Rumpfkeime ganz deutlich die beginnende Segmentirung erkennen, indem man hier 5—10 schärfer gesonderte, dunklere (dickere) Zonen von dazwischen liegenden, helleren (dünneren) unterscheiden kann (Fig. 14). An Querschnittserien erkennt man besonders deutlich, dass dieses erste Auftreten der Segmentirung nur durch locale Verdickung und Verbreiterung (Zellvermehrung) hervorgerufen wird. Fig. 23 a stellt einen solchen Querschnitt durch eine (künftig) ganglionäre, Fig. 23 b durch eine kommissurale Region dar. Man sieht aus diesen Schnitten, dass von einer Sonderung in bestimmte Organe noch keine Rede ist; nur lassen sich ziemlich deutlich zwei Schichten unterscheiden, eine äussere und innere, die wohl die Anlagen für die künftigen ectodermalen resp. mesodermalen Gewebe des Blutegels darstellen. Der hintere Theil ist noch ganz unsegmentirt.

Leuckart's Darstellung der Rumpfkeime wird am besten im nächsten Abschnitt betrachtet werden.

II. Geschichte der Urnieren.

Bemerkungen über frühere Stadien anderer Gebilde.

Um die Geschichte der Urnieren von ihrem Anfang an zu verfolgen, ist es natürlich nothwendig, auf frühere Stadien zurückzugreifen. Die Larven, auf deren Untersuchung es hierbei ankommt, sind von fast sphärischer, doch etwas abgeplatteter Körperform (wobei der Mund etwa central an der Ventralfläche liegt) und von 0,4—0,8 mm Grösse; sie können als Stadien mit getrennten Rumpfkeimen zusammengefasst werden. Figg. 1 a und 1 b stellen eine jüngere, Fig. 2 eine ältere solche kugelige Larve bei schwacher Vergrösserung dar.

Um die genannten Verhältnisse bei solchen Larven zu studiren, thut man am besten, dieselben unter dem Präparationsmikroskop so zu behandeln, dass die ganze Rückenhaut, sowie Mitteldarm und aufgenommenes Eiweiss entfernt wird, was bei einer geeigneten Vorbehandlung (Pikrocarminfärbung) leicht gelingt, indem Schlund,

Rumpfkeime und Urnierenanlagen sich dann schon bei sehr schwacher Vergrösserung bemerken lassen.

Fig. 5 stellt ein in dieser Weise gewonnenes Präparat von einer 0,4 mm im Durchmesser messenden Larve dar. Die Rumpfkeime sind hier in ihrer ganzen Länge durch einen deutlichen Zwischenraum getrennt und zeigen folgende Verhältnisse. An dem Hinterende von jedem sind die fünf grossen, rundlichen Scheitelzellen zu erkennen; von der zumeist medial liegenden setzt sich ein Zellstrang nach vorn fort, dessen hintere Zellen ungemein lang und schmal sind, während sie vorn breiter und unregelmässiger geformt werden. Deutlich getrennt sind sie von den, von den vier anderen Zellen (jederseits) ausgehenden Zellsträngen, von denen sich jeder nicht mit gleicher Deutlichkeit auf seine bestimmte Scheitelzelle zurückführen lässt; sie bilden gemeinsam (rechts und links) eine gestreckte Zellmasse. An der Aussenseite jeder dieser beiden Zellmassen lassen sich bestimmte stärker gefärbte Gruppen von Zellen oder ganz einzelne Zellen unterscheiden; die vorderen dieser treten schon als kurze, nach hinten gerichtete Aeste hervor, meistens von drei Zellen gebildet. Die Rumpfkeime erstrecken sich in diesem Stadium nicht ganz bis an den Schlund heran.

In Fig. 6 ist ein etwas weiteres Stadium (von einer Larve von 0,5 mm Durchmesser) gezeichnet. Die Rumpfkeime sind bis an die hintere Peripherie des Schlundes herangewachsen und sind in ihrer hinteren Parthie nur durch eine ganz feine Spalte getrennt; auch sind die erwähnten medialen und lateralen Stränge jeder Hälfte hinten vereinigt, gehen aber da, wo sich die medialen Stränge beider Hälften von einander trennen, auch auseinander, um sich weiter nach vorn wieder aneinander zu legen; ein Wachsthumsverhältniss, worauf indessen kein Gewicht zu legen ist, weil in älteren Stadien bisweilen (wie dies aus Fig. 7 zu ersehen ist) äussere und innere Stränge noch in ihrer ganzen Länge von einander getrennt sind. — Die wichtigsten Veränderungen zeigt die Aussenseite der lateralen Stränge, indem hier jederseits vier nach aussen und (vorn schwächer, hinten stärker) nach hinten gerichtete zellige Knospen hervorgesprosst sind. Die hinteren von diesen sind nur einfache Zellfäden, so besteht die linke (in Fig. 6, die von der Bauchseite gesehen ist, die rechte) aus fünf, die rechte aus vier Zellen; die Zellen der vorderen haben sich am lateralen Ende stark

vermehrt, sodass hier eine unregelmässig keulenförmige Anschwellung gebildet ist, die mittelst eines kürzeren oder längeren Stiels mit den eigentlichen Rumpfkeimen in Verbindung stehen. In Fig. 6 zeigt der erste und zweite linke, sowie der erste rechte Spross diese Anschwellung; die Anordnung der Zellen im zweiten und dritten rechten lassen darauf schliessen, dass die Anschwellung eben im Begriff ist, sich zu bilden.

Ein noch weiteres Stadium ist in Fig. 7 [9]) dargestellt und rührt von einer Larve von 0,8 mm Durchmesser her. Die Veränderungen sind wesentlich nur folgende: Das vordere Paar der erwähnten Knospen hat durch Auseinanderweichen der Zellen der Anschwellung vom Centrum Ringform erhalten, und das linke hat sich von den Rumpfkeimen ganz abgetrennt; indessen ist ein Stielrudiment noch deutlich sichtbar, und das rechte hängt noch immer mit den Rumpfkeimen zusammen. Die drei hinteren Paare haben alle grosse Anschwellungen, keins aber noch die Ringform, indessen hat sich der dritte linke Spross schon abgelöst. Es sei hier gelegentlich auf eine bei diesen Larven sehr auffällig und gewöhnlich auftretende Wachsthumsvariabilität aufmerksam gemacht: in Fig. 7 sieht man, dass die Sprossen der rechten und linken Seite sich in Bezug auf ihre Entfernung von den Rumpfkeimen sehr ungleich verhalten: die der rechten Seite stehen noch alle mit dem Rumpfkeim ihrer Seite durch kurze, dicke Stiele in Verbindung, während die der linken Seite entweder (1,3) abgelöst sind oder (2,4) deren Stiele sehr lang und dünn geworden sind, und doch zeigen sie sich bezüglich ihrer sonstigen Ausbildung gar nicht weiter entwickelt, als die der rechten Seite. Es sind derartige individuelle Regionenverschiedenheiten auf ein ungleichmässiges Wachsthum der wegen der starken Volumzunahme der Larven sich immerfort dehnenden Epidermis zurückzuführen.

Das nächste Stadium ist dadurch gekennzeichnet, dass sich die Rumpfkeime in ihrer ganzen Länge vereinigen, also einen einfachen, noch unsegmentirten Streifen bilden, während sich die vier Sprosspaare alle ablösen und in gleicher Weise wie das erste die Ringform annehmen. Gleichzeitig hiermit findet noch konstant eine grosse Verschiebung der Theile in Bezug auf ihre gegenseitige

---

[9]) Auch diese ist von der Ventralfläche gesehen.

Lagerung statt, in der Weise, dass das zweite Sprosspaar auf gleiche Höhe mit dem Hinterende der Rumpfkeime zu liegen kommt, während die beiden letzten Paare viel weiter gegen das Hinterende der Larve geschoben werden. Auch diese (konstante) Verschiebung ist durch die ungleichmässige Dehnungsfähigkeit der Epidermis in den verschiedenen Regionen hervorgerufen. Die Dehnung der Epidermis in der Mittellinie des Bauches ist nämlich schwächer als an den Seiten, daher die Verschiebung. — Findet nun ferner die anfangende Segmentirung im vorderen Theil der Rumpfkeime statt, und bilden sich die Kanäle in den vorderen Sprosspaaren, so haben wir das im ersten Abschnitt beschriebene Stadium in der Entwicklung der Rumpfkeime und Urnieren vor uns. Es ist ja nämlich aus dem Vorhergehenden klar, dass die vier Sprosspaare nichts Weiteres als die ersten Anlagen der vier Urnierenpaare sind.

Um also kurz zu rekapituliren: Die Rumpfkeime legen sich anfangs getrennt an und verschmelzen erst später, zuerst hinten, später auch vorn. Von dem Aussenrand derselben sprossen zuerst als einfache Zellreihen die Urnieren hervor, deren jede später am lateralen Rande eine Anschwellung bildet, deren Verbindungsstrang mit den Rumpfkeimen noch später reisst. Die Zellen der Anschwellung weichen auseinander und stellen so einen in ihrer grössten Ausdehnung von zwei Zellreihen gebildeten Kreis dar; in und zwischen den Zellen entstehen Kanäle, mehrere neben einander.

Was die allererste Entstehung der Rumpfkeime betrifft, so vermag ich wegen Mangels an Material bei Aulastoma keine Angaben zu machen; indessen sind wohl Analogieschlüsse von Nephelis und Clepsine berechtigt. Die Scheitelzellen der Rumpfkeime sind hier Furchungskugeln, die schon frühzeitig anfangen, durch Sprossung in einer bestimmten Richtung (nach vorn) Zellen zu produziren, welche sich dann weiter theilen. An Querschnittserien durch sehr junge Nephelislarven konnte Nichts von einer Betheiligung des primitiven Ectoderms an der Produktion der Rumpfkeime wahrgenommen werden, und jenes läuft hier auch als ganz dünner Saum mit abgeplatteten Kernen über die Keime hinweg, während die Zellen des Ectoderms bei den Regenwürmern, wo sie nach

Kleinenberg[10]) einen wesentlichen Antheil an der Bildung der Mesodermstreifen nehmen sollen, eben in den Regionen dieser Streifen höher, mehr kubisch oder cylindrisch sind, während sie sonst an allen übrigen Regionen ein sehr plattes Epithel darstellen.[11]) — Die hervorragende Eigenthümlichkeit der Scheitelzellen ist die Fähigkeit eines ganz enormen Stoffwechsels; denn dieselben nehmen an Grösse nicht besonders ab und produziren doch ein grosses Material von kleineren Zellen. Erst in späten Stadien (bei Larven von ca. 4 mm Länge) findet man die Scheitelzellen nicht mehr; sie haben sich dann in gewöhnliche kleine Rumpfkeimzellen getheilt.

Von der Entwicklung der Rumpfkeime schreibt Leuckart (l. c. pag. 695): „Er (der Bauchstreifen) erscheint zuerst bei Embryonen von etwa 3 mm Grösse und zwar in Form einer streifenförmigen Zellenwucherung", und ferner: „Die Zellen, die den Bauchstreifen zusammensetzen, sind deutliche Kernzellen von 0,01 bis 0,018 mm, die in einem fortwährenden regen Theilungsprozess begriffen sind, und den auf der Innenfläche der Körperwand vereinzelt aufliegenden runden „Bindegewebszellen" so ähnlich sehen, dass ich kein Bedenken trage, sie als Descendenten derselben zu betrachten." Das erste Stadium, das Leuckart genauer untersucht hat, ist wahrscheinlich schon ein sehr spätes, das über die Entstehung der Rumpfkeime keinen Aufschluss geben kann. Wenn Leuckart ferner schreibt: „Was die ursprüngliche Duplicität des Primitivstreifens bei den genannten Blutegeln (s. Nephelis und Clepsine) bedingt, wissen wir nicht. Dagegen dürfen wir vielleicht vermuthen, dass das abweichende Verhalten von Hirudo mit der beträchtlichen Grösse des Embryo einen gewissen Zusammenhang darbietet. Zwei seitliche Primitivstreifen würden hier durch eine so bedeutende Distanz getrennt sein, dass die Vereinigung derselben jedenfalls grössere Schwierigkeiten zu überwinden hatte, als bei den weit kleineren Embryonen von Nephelis und Clepsine" — so muss natürlich dem gegenüber nicht nur betont werden, dass eine solche

[10]) N. Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878, pag. 23—26.

[11]) Auch bei Clepsine sollen nach Whitman (The embryology of Clepsine. Quart. journ. of micr. scienc., vol. XVIII, 1878, pag. 215—315) die ganzen Rumpfkeime von den Scheitelzellen (seinen „primary mesoblasts and neuroblasts") produzirt werden.

Wachsthumsteleologie an und für sich keine wirkliche Erklärung gibt, sondern auch, dass sie im vorliegenden Falle einen Vorgang, der thatsächlich nicht existirt, zu erklären prätendirt.

Von der Entwicklung der Urnieren spricht Leuckart vermuthungsweise aus, dass sie aus einem zelligen Strange entstanden sind, und ferner sagt er: „Ich möchte die Vermuthung hinzufügen, dass diese Gebilde zu der Innenfläche der Körperwand, der sie aufliegen, ganz dieselben genetischen Beziehungen haben, wie der Bauchstreifen", d. h. also, dass sie aus den „runden Bindegewebszellen" entstanden sind. Zu genau demselben Ergebniss gelangte auch Bütschli[12]) bei seinen Untersuchungen über die Urnieren von Nephelis (wo die Entstehung dieser Gebilde nach meinen Beobachtungen ganz wie bei Aulastoma verläuft). — Robin, der sowohl die Entwicklung von Hirudo wie von Nephelis studirte, hat von den sämmtlichen eben erwähnten Vorgängen gar nichts verstanden. Die Urnieren von Hirudo hat er vollkommen übersehen, und die Arbeit seines Vorgängers Leuckart, die zwölf Jahre vor der seinigen erschienen war, kennt er nicht.

Die Kopfkeime war es mir nicht möglich, weder bei Aulastoma noch bei Nephelis in so frühen Stadien deutlich zu unterscheiden. Es liegen nämlich überall innerhalb der primitiven Epidermis sehr zahlreiche Elemente, die wesentlich die Anlagen für das provisorische Muskel- und Nervensystem darstellen, und besonders um den Schlund herum sind solche ungeheuer stark angehäuft; es lässt sich nicht sagen, ob einige dieser vielleicht die ersten Anfänge der Kopfkeime repräsentiren. Ich vermag daher auch nicht anzugeben, ob die Kopfkeime als Ectodermwucherungen entstehen oder (in ähnlicher Weise wie die Rumpfkeime) von wenigen frühzeitig in die Tiefe wandernden Furchungszellen herstammen. Von einem ursprünglichen Zusammenhang des Kopf- und Rumpfkeims jeder Seite, wie ein solcher von Bütschli vermuthet wurde, ist niemals eine Spur, weder bei Aulastoma noch bei Nephelis nachzuweisen.

Der Schlund besitzt in so frühen Stadien nur das Epithel sehr deutlich ausgebildet; die Ringmuskulatur ist schwächer als in späteren Stadien, und die beiden äusseren Schichten haben den

[12]) O. Bütschli, Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (Nephelis). Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. XXIX, 1877, pag. 239—254.

Charakter von indifferenten, dicht gehäuften Zellen; von einer Schlundwandhöhle findet sich keine Spur. —

Wir wollen nun das weitere Schicksal der Urnieren näher ins Auge fassen. Dieselben entwickeln sich im Laufe des Wachsthums der Larve zu einer bedeutenden Grösse und haben bei Larven von 4—5 mm Länge ihre höchste Ausbildung erreicht. Zuerst muss jedoch ein Stadium wie Fig. 11 betrachtet werden, welche von der ersten rechten Urniere einer Larve von $2^1/_4$ mm Länge hergenommen ist. Es verlaufen hier nebeneinander zwei ziemlich gleichmässig entwickelte Kanäle, die sich vielfach umeinander winden; häufig finden sich an denselben perlschnurförmige Anschwellungen. Der eine Kanal ist in einem Abschnitt seiner medialen Parthie (links in Fig. 11) nicht deutlich ausgebildet; statt dessen finden sich hier mehrere, wie es scheint, nicht miteinander kommunizirende Hohlräume. Zellgrenzen sind schon in diesem Stadium gar nicht zu unterscheiden, und die Kerne sind viel weiter auseinander gerückt, als in den vorigen Stadien, was darauf hinweist, dass jedenfalls keine ergiebige Vermehrung derselben stattgefunden hat; die Kernkörperchen sind noch gross und wohlentwickelt.

Bei der weiteren Entwicklung bildet sich nun immer der eine Kanal als Hauptkanal aus und streckt sich beim weiteren Wachsthum wieder, sodass er einen einfachen Verlauf hat, während der viel enger bleibende Nebenkanal in zahlreichen Windungen um ihn herumläuft. Besonders der Hauptkanal zeigt jetzt die perlschnurförmigen Anschwellungen sehr deutlich (Fig. 12). In diesem Stadium sind die Kerne noch viel weiter auseinander geschoben; sie sind stark angewachsen, während die Kernkörperchen nicht nur relativ, sondern absolut an Grösse abgenommen haben. Zellgrenzen lassen sich nicht unterscheiden.

Die Form der Urnieren ist übrigens sehr verschieden. Die beiden vorderen Paare sind gewöhnlich längliche Ringe, deren Längsachse derjenigen des ganzen Körpers parallel ist; indessen kann schon am zweiten Paar, besonders wenn es weit nach hinten liegt, das umgekehrte der Fall sein, und die Länge der beiden hinteren Paare, die in einem Zipfel hinter dem Hinterende der Rumpfkeime liegen, ist nicht erheblich grösser als die Breite derselben. Das erste Paar erreicht eine bedeutende Länge bis 1,5 mm, das zweite

bis über 1 mm, die beiden hinteren sind gewöhnlich 0,6—0,7 mm im Durchmesser. Die Ringform bleibt gewöhnlich nicht einfach, sondern Ausbuchtungen (oft sehr grosse) sind sehr häufig (Fig. 4). Die schon oben erwähnte aufgetriebene Parthie am medialen Rand persistirt gewöhnlich noch immer; sie kann indessen auch fehlen oder am vorderen oder hinteren Rande gelegen sein (wie auch in den jüngeren Stadien). Ist sie vorhanden, verzweigen sich in ihr gewöhnlich sowohl Hauptkanal wie Nebenkanal, sodass zwei Kanalsysteme eine kurze Strecke nebeneinander verlaufen, um sich sowohl vorn wie hinten wieder zu vereinigen; durch dieses Auseinanderweichen der zwei Systeme wird in der Mitte der aufgetriebenen Parthie ein kleiner Raum freigelassen (Fig. 12), der bei flüchtiger Untersuchung mittelst schwacher Vergrösserung für eine äussere Oeffnung der Urnieren gehalten werden könnte; indessen setzt sich die Epidermis darüber fort. — In einigen Fällen hört der Hauptkanal am einen Ende der aufgetriebenen Parthie auf, sodass die nächstfolgende kurze Strecke des Ringes von dem feineren Nebenkanal allein gebildet wird.

Es finden sich in keinem einzigen Stadium innere oder äussere Oeffnungen an den Urnieren. Weder an Oberflächenbildern noch an Schnittserien war es möglich, auch nur die geringste Spur von solchen zu erkennen. Dagegen sind die Urnieren an einer bestimmten Stelle, gewöhnlich in der Mitte des medialen Randes, da wo die Anschwellung (wenn vorhanden) liegt, ziemlich fest an der Haut angeheftet; sonst liegen sie frei in der geräumigen Leibeshöhle, in der auch, wie sich an lebenden Larven leicht beobachten lässt, besonders der vordere Schenkel hin und her schwingen kann (wie denn auch an abgetödteten Exemplaren die Urnieren sich überall mit Ausnahme der eben erwähnten Stelle mit grösster Leichtigkeit von der Leibeswand freipräpariren lassen).

In dem eben geschilderten Stadium haben die Urnieren ihre volle Entwicklung erreicht; in den nächsten Phasen fängt eine Rückbildung derselben an; diese findet gewöhnlich bei Larven von 6—7 mm Länge statt, und bei den jungen Blutegeln (bei denen der von Leuckart bei Hirudo beschriebene und auch bei Aulastoma vorhandene, über dem hinteren Saugnapf gelegene Zipfel reduzirt ist) sind die Urnieren vollkommen verschwunden. Die Rückbildung derselben findet in folgender Weise statt: Das Lumen der

Kanäle schwindet, und zwar zuerst dasjenige des Nebenkanals, später auch des Hauptkanals, sodass zuletzt eine solide, krümelige, ziemlich stark sich färbende, Detritus-artige Substanz vorhanden ist; dieselbe wird nun von allen Seiten her von embryonalen, aus den Rumpfkeimen herstammenden Zellen überwuchert und wahrscheinlich durch dieselben resorbirt. In Fig. 13 erkennt man, wie an der einen Seite der Nebenkanal geschwunden ist, während der Hauptkanal noch ganz sein früheres Aussehen beibehalten hat; in der anderen Hälfte ist das Gewebe schon ganz im Zerfall begriffen.

Leuckart schildert den Bau der Urnieren vom medizinischen Blutegel folgendermaassen: „Obwohl die betreffenden Bildungen auf den ersten Blick kreisförmig erscheinen, kann man durch nähere Untersuchung doch einen Ausgangspunkt und ein Ende unterscheiden. Beide liegen in der Mitte des Innenrandes dicht nebeneinander. Der Ausgangspunkt wird von einer kolbigen Erweiterung gebildet, die mittelst einer kleinen, mitunter aber sehr deutlichen Oeffnung nach aussen ausmündet.“ Diese Beschreibung ist leider durch keine Abbildungen illustrirt (an der Fig. 249 erkennt man nämlich von diesen feineren Verhältnissen nichts). Entweder sind die Verhältnisse bei Hirudo und Aulastoma sehr verschieden, oder die Beobachtungen Leuckart's würden vielleicht so zu deuten sein, dass er wegen Untersuchung mittelst zu schwacher Vergrösserung und wegen des Mangels der Schnittserien die von den Urnieren freigelassene Stelle der Haut in der Anschwellung für eine Oeffnung gehalten hat. Was er aber als Ausgangspunkt und Ende versteht, bleibt doch räthselhaft. Richtig hat Leuckart eingesehen, dass das Gefäss nicht einfach bleibt, sondern dass mehrere Kanäle nebeneinander verlaufen.

Die Urnieren der Blutegel wurden übrigens schon von Rathke[13]) (bei Nephelis) entdeckt, wo er sie jedoch als Anlagen für die Seitengefässe hielt, eine Ansicht, die von Robin (l. c. pag. 201) berichtigt wurde. Dieser letztgenannte Autor beschreibt nur ein Paar solcher Organe, während Bütschli (l. c. pag. 254) richtig zwei Paare angibt. Diese beiden Verfasser stimmen darin überein, dass sie die Nichtexistenz einer Oeffnung positiv angeben; dagegen

[13]) H. Rathke, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862, pag. 50—51.

meinte Fürbringer,[14]) sich von dem Vorhandensein solcher überzeugt zu haben. Ich selbst konnte auch bei Nephelis Oeffnungen nicht mit Sicherheit nachweisen.

Das endliche Schicksal der Urnieren ist bis jetzt eigentlich nur richtig vermuthet, nicht aber wirklich verfolgt worden.

III. Die allgemeinste Ausbildung des Blutegels im Körper der Larve.

Es ist hier, wie schon der Titel ansagt, keineswegs die Absicht, eine spezielle Darlegung der Entwicklung der einzelnen Organe zu geben, sondern nur die ganz allgemeinen Vorgänge bei der Ausbildung des definitiven Körpers innerhalb der Larve festzustellen. Die Prozesse, die sich hierbei abspielen, stehen an mehreren Punkten in einem ziemlich schroffen Gegensatz zu den meisten früheren Darstellungen der Blutegelentwicklung. Zuerst müssen wir desshalb über die Angaben der verschiedenen Forscher, die hierüber gearbeitet haben, einen kurzen Ueberblick geben.

Die grundlegenden Arbeiten auf diesem Gebiete sind die schon mehrfach genannten Schriften von Rathke und Leuckart, die des ersteren über Nephelis, die des zweiten über Hirudo. Obgleich Rathke an dem unbedingt ungünstigeren Objekt gearbeitet hat, ist er doch in einigen Beziehungen tiefer eingedrungen, nicht nur als Leuckart, sondern als alle späteren Beobachter, ja man kann sogar sagen, dass jener grosse Forscher an mehreren Punkten soweit gekommen ist, wie es überhaupt an Oberflächenbildern ohne Kontrole von Schnitten möglich ist. So hat er erkannt, dass die Elemente der ursprünglichen äussersten Zellschicht (l. c. pag. 28) „sich zu dünnen Scheiben abplatten . . . ., sogar ihre Zellennatur aufgeben und miteinander zu einem dünnen und durchsichtigen Häutchen verschmelzen, das den noch immer kugeligen Rumpf umgibt und nur noch zerstreute, mehr oder weniger weit auseinander gelegene Zellenkerne, selbst hier und da nur schwache Ueberreste von solchen erkennen lässt," und dass er auch ihr endliches Schicksal erkannt hat, geht mit Deutlichkeit aus folgenden wenig danach

---

[14]) M. Fürbringer, Ueber die Homologie der sogen. Segmentalorgane der Anneliden und Vertebraten. Morphol. Jahrb. Bd. IV. 1879, pag. 663—678.

sich findendem Satze hervor: „Ein anderes Verhalten zeigen in dem ersten Drittel der zweiten Periode manche von denjenigen Zellen der Embryonalsubstanz, welche sich an der Bauchseite des Rumpfes befinden, indem sie sich weder stark abplatten, noch auch miteinander verschmelzen und schliesslich ganz vergehen" u. s. w. Die Fehler in Rathke's Darstellung waren nur die, dass er nicht gesehen hat, dass die primitive Epidermis über die Kopf- und Rumpfkeime hinwegläuft, und dass er auch die zerstreuten Zellen innerhalb der primitiven Epidermis zum Aufbau der definitiven Haut beitragen lässt. — Auch den Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Muskulatur hat er vollkommen verstanden, wie er denn auch bestimmt angibt, dass die erstere zu Grunde gehe, während die andere sich hervorbilde; nur scheint er nicht eingesehen zu haben, dass erstere ausserhalb der definitiven Epidermis zu liegen kommt, also abgeworfen wird (l. c. pag. 38—40). — An anderen Punkten finden sich bekanntlich bei Rathke bedeutende Irrthümer, die schon von anderer Seite berichtigt worden sind: so deutete er das Entoderm in früheren Stadien als Nahrungsdotter und liess die bekannten drei grossen Furchungskugeln sich in den Kopftheil und in die Seitentheile des Rumpfes ausbilden.[15])

Die Klarheit, mit welcher Rathke theilweise den Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis und Muskulatur erkannt hatte, ist um so mehr bewunderungswürdig, als Leuckart, der die Larven von Hirudo, an denen alle die Vorgänge der Gewebsausbildung viel klarer als bei Nephelis hervortreten, an den genannten Punkten weit hinter seinem Vorgänger zurückblieb. Weder den Gegensatz der beiden Epidermisgebilde noch denjenigen der Muskulatur der Larve und des Blutegels hebt er hervor, und dass er geradezu angenommen haben muss, dass die definitive Epidermis aus dem primitiven Ectoderm hervorgehe, leuchtet daraus ein, dass er die Kopfkeime als Anlage des Gehirns allein beschreibt (l. c. pag. 705—706). — Von der Ausbildung des definitiven Schlundes in Relation zu dem provisorischen sagt er nur (l. c. pag. 709):

[15]) Bezüglich der Angaben Rathke's u. a. Forscher über die Entstehung des Gehirns bei Nephelis muss ich auf meine etwa gleichzeitig mit dieser Arbeit in der Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie erscheinenden Abhandlung über die Entwicklung dieser Gattung verweisen.

„Hinter dem Munde liegt wie früher der Pharynx, der nur insofern verändert ist, als er seine rundliche Form mit einer mehr birnförmigen vertauscht hat und statt des früheren Zellenbaues eine deutliche Muskulatur erkennen lässt“; an Flächenpräparaten allein die Entwicklung des Schlundes zu verfolgen, wäre wohl auch selbst dem genauesten Beobachter unmöglich.

Während somit die Gegensätze zwischen provisorischen und definitiven Geweben dem Scharfblick Rathke's nicht entgangen waren, und während Leuckart die grosse Verschiedenheit in der Lebensweise der Larve und des erwachsenen Thieres als Andeutung einer Metamorphose hervorhob, ist in dieser Hinsicht keiner der späteren Beobachter weiter gekommen, und die genannten Angaben versanken nach und nach in Vergessenheit. Es lag dies theils darin, dass man sich meistens nur mehr gelegentlich mit der Blutegelentwicklung beschäftigte und die bei Oligochaeten gemachten Befunde auch hier zu Grunde legte, theils lag der Grund auch in der Beeinflussung von unrichtigen Doktrinen der Keimblättertheorie in ihrer damaligen Form. Nur bei einem Beobachter der Gnathobdellidenentwicklung, bei Robin, kann keins dieser Momente gelten; bei ihm war es nur die flüchtige und unmethodische Arbeitsweise, die ihn verhinderte, richtig zu sehen.

In den kurzen Angaben, die Kowalevski[16]) über die Entwicklung von Nephelis machte, war eben so viel Unrichtiges als Wahres enthalten. Richtig erkannte er die Entwicklung des Entoderms, sowie den Uebergang der drei grossen Furchungskugeln in die drei Zellen hinter dem „Keimstreifen“; unrichtig bezeichnete er diese als dem mittleren Blatte angehörig und leitete von ihnen den „Keimstreifen“ her, unrichtig endlich schildert er die Entstehung des Nervensystems aus dem „oberen Blatt“. Die Kopfkeime scheint er nicht beobachtet zu haben.

Die umfangreiche Abhandlung von Robin (l. c.) hat für die hier in Betracht kommenden Fragen auch nicht den allergeringsten Werth. In anderer Hinsicht hat er einige Irrthümer seines grossen Vorgängers Rathke berichtigt, so namentlich bezüglich des Furch-

[16]) A. Kowalevski, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. de l'Acad. impér. de St. Petersbourg. Tom. XVI, Nr. 12, 1871, pag. 1—3, 28—29.

ungsprozesses (wovon seine Darstellung doch nicht ganz genau ist, indem er u. a. die erste Bildung der Entodermzellen übersehen hat). Indessen scheint durch seine Darstellung der direkte Entwicklungsmodus recht festgeschlagen zu werden. Alle die Gegensätze, die Rathke richtig verstanden hatte, sind bei ihm vollkommen verwischt; so lässt er das primitive Ectoderm zur Epidermis des Blutegels werden (l. c. pag. 260), und aus den Muskelfasern der Larve soll die Muskulatur des erwachsenen Thieres entstehen (pag. 263 bis 265), auch soll die primäre Leibeshöhle zur definitiven werden (pag. 255). Neben diesen wenigstens theilweise von den meisten späteren Forschern getheilten Annahmen kommen aber bei Robin die sonderbarsten und unerklärlichsten Irrthümer vor, und selbst wenn man mit diesen Objekten genau vertraut ist, ist es kaum möglich, sich vorzustellen, wie der Verfasser selbst so etwas zu beobachten hat glauben können. Die Rumpfkeime sieht er als Anlagen der Bauchkette allein an (pag. 199), obgleich man sich beim ersten Anblick älterer Larven, die mit irgend einem der gewöhnlichsten Reagentien behandelt sind,[17]) davon überzeugen kann, dass die Bauchkette nur den mittleren kleinsten Theil der Rumpfkeime ausmacht, wie schon Rathke genau gesehen hatte. Die Kopfkeime kennt der Verfasser bei Nephelis nur von dem Stadium an, wo sie sich vereinigt haben; er betrachtete sie dann als Anlage für das Gehirn allein (pag. 209). Die Entwicklung des ganzen Darmtractus aus einer gemeinsamen, kleinzelligen Anlage (während das eiweisserfüllte Entoderm von Nephelis, sowie die drei grossen Blastomeren bei Clepsine nur eine „Leberschicht" bilden sollen), ist auch vollkommen verkehrt.

In den kurzen Angaben, die Semper[18]) gelegentlich über die Entwicklung von Nephelis machte, war der wichtige Nachweis enthalten, dass nicht nur das Gehirn, sondern auch Muskeln und Bindegewebe des Kopfes aus den Kopfkeimen (seinen „Sinnesplatten") hervorgehen, wie er auch durch Anwendung der Schnittmethode die Rathke'sche Angabe von der Entstehung der Bauchkette aus

---

[17]) Robin selbst hat Essigsäure und Salzsäure benutzt.

[18]) C. Semper, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere. III. Strobilation und Segmentation. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Tom. III. 1876, pag. 246—247, 368.

den mittleren Parthieen der Rumpfkeime sicher feststellte. Andererseits ist Semper in denselben Irrthum wie Kowalevski gefallen, indem er die drei grossen Furchungskugeln mit in die Rumpfkeime eingezogen hat (vergl. seine Schemata, Taf. XV, Figg. 21—22), wie er auch nicht den Gegensatz von provisorischen und definitiven Geweben präzisirte.

Auch die Mittheilungen von Bütschli (l. c.) sind kurz und fragmentarisch, und zeigt denn der Verfasser selbst an, dass seine Untersuchungen bei Weitem nicht zu Ende geführt sind. Es wird von diesem Forscher definitiv nachgewiesen, dass die oft erwähnten, drei grossen Zellen mit den Rumpfkeimen Nichts zu thun haben, und er liefert überhaupt eine gute Darstellung des Furchungsprozesses, speziell der ersten Bildung der Entodermzellen. Unrichtig ist es aber, wenn er der Nephelislarve eine Leibeshöhle abspricht, schon Rathke (l. c. pag. 48) und Semper hatten diese erkannt; ferner wenn er die Bildung des Gehirns von einer medianen Ectodermwucherung am Mundrande herleitet. Die Kopfkeime hat er zwar gesehen, er weiss aber über ihr Schicksal Nichts und vermuthet, dass sie ursprünglich mit den Rumpfkeimen zusammenhängen, wie er denn auch diese letzteren nur als Mesodermstreifen betrachtet.

Der letzte Autor, der Beobachtungen über die Entwicklung der Kieferegel veröffentlicht hat, ist, soviel ich weiss, Hatschek,[19]) der sich sehr kurz und sehr apodiktisch ausspricht. Er schliesst sich bezüglich der Bedeutung der Rumpfkeime, die er als „Mesodermstreifen“ in Anspruch nimmt, an Kowalevski und Bütschli an und findet die schon von Rathke (l. c. Taf. V, Fig. 7) beobachteten „Urzellen“ derselben wieder, ohne doch ihre Zahl genauer anzugeben. Das Gehirn leitet er von einer (medianen) „Scheitelplatte“ her, die indessen nichts Weiteres ist, als die Kopfkeime in dem (bei Nephelis, die sein Objekt war) späten Stadium, wo sie sich vereinigt haben. Sehr originell ist seine Ansicht, dass die drei grossen Zellen hinter den Rumpfkeimen von Nephelis der dem Schlunde der Jungen von Criodrilus und Lumbricus aufliegenden Gruppe von „Schluckzellen“ entsprechen sollen. Mit fast

[19]) B. Hatschek, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, I. 1878, pag. 67—69, 85.

demselben Recht würde man behaupten können, das Vorderende der Blutegel entspreche dem Hinterende der Oligochaeten und umgekehrt.

Die allerletzten Beobachter der Blutegelentwicklung haben sich mit besonderer Vorliebe Clepsine als Untersuchungsobjekt erwählt; es handeln über diese Gattung die Arbeit von Whitman (l. c.) und zwei Abhandlungen von Hoffmann.[20]) Der erstgenannte dieser Verfasser hat eine sehr eingehende und in vielen Beziehungen sorgfältige Darstellung der Furchung und Keimblätterbildung geliefert. Er hat die zehn Zellen am Hinterende der Rumpfkeime gefunden, welche bei Clepsine durch ganz besondere Grösse ausgezeichnet sind; die acht derselben nennt er „Neuroblasten", die zwei dagegen „Mesoblasten", indem er annimmt, dass aus den ersteren nur Nervensystem, aus den anderen nur Mesoderm entstehe. Vergeblich sucht man in der genannten Arbeit ebenso wie in der Natur selbst irgend einen Beweis für diese Behauptung, die eben nur eine solche ist. Es ist bei Aulastoma vollkommen unmöglich, die Descendenten jeder einzelnen der erwähnten grösseren Zellen für sich zu verfolgen, und bei Clepsine wird die Sache noch viel schwieriger, indem die Rumpfkeime hier stark gekrümmt sind. Richtig ist es aber, wenn Whitman ganz im Allgemeinen die Bauchkette aus den Rumpfkeimen herleitet. Die Entstehung der Gewebe des Kopfes, speziell des Gehirns ist ihm ganz unbekannt geblieben. — Bezüglich der Entstehung des Mitteldarmepithels weicht seine Darstellung sehr ab von den durch Kowalevski und Bütschli bei Nephelis bekannt gewordenen Verhältnissen (die ich bestätigen kann): Das Entoderm soll bei Clepsine durch zahlreiche Kern- und Zelltheilungen aus den drei grossen Blastomeren entstehen.[21])

[20]) C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Clepsinen. Niederländ. Archiv für Zoologie, Bd. IV, 1877, pag. 31. — Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Hirudineen. Haarlem 1880.

[21]) Dass wirklich bei Clepsine in späteren Stadien zahlreiche, peripherisch gelagerte Kerne in den grossen Blastomeren vorhanden sind, kann ich vollkommen bestätigen, und zeigen letztere eine auffallende Aehnlichkeit mit pathologisch entwickelten Eiern, z. B. von Echiniden, in denen auch viele Kerne ziemlich gleichzeitig auftreten. Indessen Whitman hat auch hier seine Hypothese, dass aus diesen Kernen die späteren Entodermkerne entstehen, nicht bewiesen, und eben weil die Beobachtungen anderer Forscher über Gnathobdelliden hiermit nicht im

Die Abhandlungen Hoffmann's endlich gehören, ob auch nicht zu den besten, so jedenfalls zu den originellsten Leistungen in der vergleichenden Embryologie. In dem ersten der citirten Aufsätze ist dieser Verfasser so weit gekommen, dass er — was keinem der früheren Beobachter von 1844 an gelungen war — den „Keimstreifen" vollkommen übersehen und statt dessen ein überall mehrschichtiges Blastoderm nachgewiesen hat, aus dem sich dann in sehr sonderbarer Weise die Organe hervorbilden sollten. Er erklärt ganz naiv, dass er es gar nicht verstehe, was Rathke als „Bauchplatten", Robin als „ectoderme ventral" hätten bezeichnen können. Offenbar hat es Hoffmann nicht für der Mühe werth gehalten, die Eier z. B. mit einer Loupe zu betrachten, dann hätte er doch sicherlich den „Keimstreifen" gesehen. Die Eier sind ihm runde, homogene Kugeln, von denen man in jeder beliebigen Richtung „Querschnitte" anfertigen kann, und werden denn auch Längsschnitte als Querschnitte abgebildet und beschrieben. — Später, als Hoffmann aus der

---

Einklang sind, wäre dies um so mehr zu verlangen. Dazu kommt, dass Whitman einige Zellen, die in sehr frühen Furchungsstadien auftreten, ganz übersehen hat; dieselben liegen in der Tiefe unterhalb der Ectodermzellen, zwischen diesen und den grossen Blastomeren, aus welchen sie höchst wahrscheinlich hervorgesprossen sind; sie entsprechen somit ihrer Lage nach vollkommen den ersten Entodermzellen von Nephelis. Ihr näheres Schicksal habe ich bis jetzt nicht verfolgt, hoffe aber später hierauf zurückzukommen. Höchst eigenthümlich ist die Lagerungsverschiedenheit der drei grossen Furchungskugeln bei Nephelis und bei Clepsine. Bei ersterer liegen sie in der primitiven Leibeshöhle und gehen hier zu Grunde; bei Clepsine dagegen gelangen sie (oder der unverbrauchte Rest derselben nach Whitman) in die Darmhöhle. Es ist dies eins der schlagendsten Beispiele dafür, wie die veränderten Lebensbedingungen ungeheuere morphologische Verschiedenheiten in der Entwicklung hervorzurufen vermögen. Die Sache erklärt sich folgendermaassen. Bei Nephelis und Aulastoma bildet sich das Darmepithel (durch Abschnürung von Zellen aus den grossen Furchungskugeln) sehr früh, und dadurch werden Darmhöhle und primitive Leibeshöhle sehr früh voneinander gesondert (eiweissschluckender Larventypus). Bei Clepsine dagegen, dessen Embryonen erst anfangen, Nahrung aufzunehmen, nachdem alle Organe und Gewebe fast ganz ausgebildet sind, findet sich in diesen frühen Stadien weder eine primitive Leibeshöhle noch Darmhöhle, oder mit anderen Worten, die von Nahrungsdotter ganz erfüllte Darmhöhle ist wegen der verspäteten Ausbildung ihres Epithels von der bis zum Schwunde reduzirten primitiven Leibeshöhle nicht gesondert. Die verschiedene Lagerung der grossen Zellen wird somit durch zeitliche Verschiebung in der Ausbildung des Darmepithels bedingt.

Whitman'schen Arbeit die Lehre geschöpft hatte, dass auch querschneidende Forscher den „Keimstreifen" sehen können, ist es ihm endlich gelungen, denselben zu entdecken, und in seinem zweiten Opus gibt er einige Bilder davon, die freilich in jeder Beziehung unter denjenigen von Grube (1844) stehen. Sonst ist er aber an keinem Punkte soweit als Whitman gekommen. Die Zahl der Scheitelzellen der Rumpfkeime hat er nicht feststellen können, auch hat er einige derselben offenbar für Nahrungsdotterzellen gehalten, indem er die Zahl letzterer viel höher als drei angibt. Das Auftreten zahlreicher Kerne in diesen hat er nicht sehen können, und das Entoderm lässt er aus regellos aus den Rumpfkeimen einwandernden Zellen hervorgehen. Und somit gelangt denn Hoffmann zu dem schönen Ergebniss, dass sich bei den Blutegeln keine Keimblätter unterscheiden lassen. Allerdings, wenn embryologische Untersuchungen überhaupt in solcher Weise getrieben würden, dann würde man wohl viel Mühe haben, auch z. B. beim Frosch die Keimblätter aufzufinden.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass Balfour in seiner zusammenfassenden Uebersicht [22]) über die Entwicklung der Blutegel die Rumpfkeime dieser als echte Mesodermstreifen wie die der Oligochaeten in Anspruch nimmt; demgemäss bezweifelt er die Richtigkeit der verschiedenen Angaben über die Entstehung der Bauchkette aus denselben. Der mediane Ursprung des Gehirns (Bütschli) wird auch von Balfour angenommen.

Fassen wir nun alle diese verschiedenen Angaben zusammen, dann stehen sich bezüglich der Bedeutung der Rumpfkeime wesentlich drei Ansichten gegenüber:

1. Es enthalten die genannten Bildungen die Anlagen für Nervensystem und Mesoderm des Rumpfes (Rathke, Leuckart, Semper, Whitman, Hoffmann);
2. Sie sind nur echte Mesodermstreifen (Kowalevski, Bütschli, Hatschek, Balfour);
3. Sie sind Anlagen für das Nervensystem allein (Robin).

Und bezüglich der Kopfkeime finden wir genau dieselben drei Anschauungen:

---

[22]) F. M. Balfour, A treatise of comparative embryology. Vol. I. 1880, pag. 286—293.

1. Sie sind die Anlagen für Gehirn und für mesodermale Gewebe (Semper);
2. Sie sind nur Mesodermgebilde (Bütschli);
3. Sie sind Anlagen des Gehirns allein (Leuckart, Robin, Hatschek).

Indem ich nun zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen übergehe, bemerke ich gleich, dass die erste von den genannten drei Ansichten unbedingt dem Thatsächlichen am nächsten kommt; indessen sind wenigstens bei den Gnathobdelliden noch viele Verhältnisse dabei zu beachten.

Betrachten wir zuerst das Flächenbild von den Kopfkeimen, Fig. 16. Die Form dieser Gebilde ist von dem vorigen Stadium (Fig. 14) etwas verändert; doch sind noch immer die Seitentheile am mächtigsten entwickelt. Die Zellgruppe zeigt sich aber nicht mehr so einfach in ihrer Zusammensetzung; denn eine scharfe, leicht zu verfolgende Grenzlinie markirt zwei Abtheilungen, von denen die eine tiefer zu liegen scheint. Den besten Aufschluss über die Bedeutung dieser Sonderung erhält man durch Betrachtung von Serien vertikaler Längsschnitte; ein solcher ist in Fig. 18 dargestellt und ist fast median ausgefallen. Die primitive Epidermis setzt sich über die Kopfkeime fort, man sieht hier in jener einen ovalen, abgeplatteten Kern. Vor den Kopfkeimen zeigt sie eine (sehr unwesentliche) Verdickung ohne Wucherung; hinter ihnen setzt sie sich in das Schlundepithel fort. In den Kopfkeimen selbst kann man drei verschiedene Kategorieen von Zellen unterscheiden: Dicht innerhalb der primitiven Epidermis eine einfache Schicht kleiner, kubischer oder cylindrischer Zellen; innerhalb dieser theils (nach vorn) eine rundliche, ziemlich scharf umgrenzte Gruppe grösserer Zellen mit ziemlich grossen, runden Kernen, theils endlich eine Menge kleinerer Zellen, die den ganzen übrigen Theil der Kopfkeime ausmachen. Fig. 27a stellt einen etwas mehr lateralen Vertikalschnitt durch die Kopfkeime einer wenig älteren Larve stärker vergrössert dar. Hier setzt sich die erwähnte rundliche (hier mehr ovale) Zellgruppe schärfer ab und zeigt zugleich eine bestimmte histologische Ausbildung, wodurch sie sich schon als Nervensystem kundgibt: an der Innenseite derselben ist die Punktsubstanz aufgetreten. Diese Zellgruppe ist somit die Anlage des oberen Schlundganglions, während die oberflächliche Schicht der Kopfkeime die Anlage der

definitiven Kopfepidermis, der ganze übrige Theil endlich die Anlage des Kopfmesoderms darstellen. Alle diese Theile gehen durch eine nachträgliche Sonderung und Differenzirung aus der einfachen, indifferenten Anlage der Kopfkeime hervor.

Jetzt ist auch leicht verständlich, was die im Oberflächenbild (Fig. 16) hervortretende, scharf abgegrenzte Zellgruppe ist: die Anlage des Gehirns. Somit warnt schon dieses Bild ganz ohne Herbeiziehen der Schnittmethode gegen die Leuckart'sche Deutung der Kopfkeime als Gehirn allein. Das Kopfmesoderm lässt sich dagegen in Flächenbildern nicht von der definitiven Kopfepidermis unterscheiden.

Vollkommen getrennt von den Kopfkeimen und noch nicht bis an den Mund heran reichend sind in diesem Stadium die Rumpfkeime, die in ihrer Ausbildung eine ganz auffallende Uebereinstimmung mit den Kopfkeimen zeigen (Fig. 18). Innerhalb der sehr abgeplatteten primitiven Epidermis und der halbmondförmigen Durchschnitte der Quermuskeln zeigt sich erst eine Schicht von Cylinderzellen, die Anlage der definitiven Rumpfepidermis, und innerhalb dieser theils die Anlage des Rumpfmesoderms, theils des Rumpfnervensystems (der Bauchkette); letztere tritt in der Fig. 18 als drei scharf umschriebene, im abgebildeten Schnitt keine Punktsubstanz enthaltende Zellhaufen im vorderen Theil der Rumpfkeime hervor. Alle die erwähnten Bildungen gehen durch nachträgliche Sonderung aus der einfachen, indifferenten Anlage der Rumpfkeime hervor.

Es sei hier, wesentlich Kowalevski gegenüber, ein Punkt ganz besonders hervorgehoben: Niemals findet sich im primitiven Ectoderm eine Wucherung, die als Spezialanlage für das Nervensystem angesehen werden könnte, weder im Kopf- noch im Rumpftheil. Die Schilderung Rathke's von der Entstehung des Bauchmarks aus dem mittleren Theil der „Bauchplatten“ wird durch die Schnittserien vollkommen bestätigt. Wahrscheinlich hat Kowalevski das bei Nephelis sehr feine und schwierig zu beobachtende primitive Ectoderm übersehen und die Anlage der definitiven Epidermis für dasselbe gehalten. — Die nähere Schilderung der Entwicklung des Nervensystems gehört nicht

in den Rahmen dieser Arbeit, sondern in den die Organentwicklung behandelnden Theil.

Das Schicksal der Schichten der provisorischen Leibeswand (Ectoderm und Muskulatur) ist leicht zu verfolgen. Betrachtet man die Querschnitte Figg. 24 a, b, c und vergleicht sie mit den schon früher beschriebenen Figg. 23 a, b, so ist es auffallend, dass das primitive Ectoderm viel dünner geworden ist; es hat keine erhebliche Stoffzunahme desselben stattgefunden, und bei dem starken Wachsthum des Larvenkörpers ist es gedehnt und verdünnt worden; nur im Bereich der Kerne erscheinen die Zellenkörper noch ein bischen dicker. Innerhalb dieser Schicht sieht man hier und da die Quermuskeln, in den Querschnitten (Fig. 24 a, b, c) als stark brechende, oft wellig gebogene Streifen, in den Längsschnitten als halbmondförmige Körperchen, die ein sehr eigenthümliches Bild hervorbringen (Fig. 25). Hier und da findet man natürlich auch Zellen, die eher als primitive Ganglienzellen in Anspruch zu nehmen sind. Innerhalb dieser primitiven Leibeswand hat sich, wie leicht ersichtlich, die äusserste Schicht der Keime epithelartig ausgebildet und setzt sich ziemlich scharf vom definitiven Mesoderm ab. — An Schnitten von noch älteren Larven (der Querschnitt Fig. 26 stammt von einer Larve von 4 mm Länge her) findet man nur hier und da Reste der primitiven Leibeswand, die als isolirte, wie es scheint, zerrissene Zellen der definitiven Epidermis aufliegen; die neue Epidermis ist somit im Bereich der Keime in Funktion getreten, sie bildet hier die äusserste Schicht des Blutegelkörpers, während das primitive Ectoderm mit den unterliegenden Muskeln noch überall ausserhalb der Keimzonen vorhanden ist und erst mit dem weiteren Ausbreiten dieser nach und nach verdrängt wird. Um zusammenzufassen: Das primitive Ectoderm und die ursprüngliche Muskulatur sowie die Ganglienzellen der Larve gehen ausserhalb des definitiven Blutegelkörpers zu Grunde.

In dem Stadium, wo Gehirn und Bauchmark sich kürzlich gesondert haben (Fig. 18), ist der Schlund noch ganz von demselben Bau wie früher; die Höhle seiner Wandung ist gross und deutlich und die beiden Arten von Muskelfasern sind noch wohl ausgebildet, wie denn auch immerfort lebhafte Schluckbewegungen stattfinden. In den folgenden Stadien wird dies jedoch anders; die wesentlichsten Veränderungen, die sich während der nächsten Periode abspielen,

sind eben am Schlund und an dessen Umgebung wahrzunehmen. Zunächst wachsen Kopf- und Rumpfkeime zu den Seiten des Mundes einander entgegen und vereinigen sich schliesslich hier miteinander, bei welcher Gelegenheit auch der Schlundring durch die Vereinigung der anfangs getrennten Anlagen des Nervensystems hergestellt wird. Die vereinigten Keime wuchern nun weiter und wachsen (innerhalb des primitiven Ectoderms, insofern dies noch vorhanden ist) gegen den Mund hin; sind sie an den Mundrand angelangt, so drängen sie die hier liegenden Ectodermzellen in den Anfang des Schlundlumens hinein, und indem sie selbst nachwachsen, wird in dieser Weise der Mund schliesslich vollkommen zugeschlossen. Die Mundöffnung ist somit die letzte Stelle, wo Kopf- und Rumpfkeime in Verbindung treten, aber auch hier verwachsen sie.

Betrachten wir nun, um dies zu erläutern, wieder einige Schnitte aus einer vertikalen Längsschnittserie durch eine solche Larve, an der schon die erwähnte Vereinigung stattgefunden hat. Fig. 19a ist der Medianschnitt, 19b der erste, 19c der dritte Lateralschnitt. Das primitive Ectoderm ist fast überall in den Keimzonen abgeworfen; nur in der Gegend der Mundöffnung sieht man noch einige Reste desselben, so besonders über dem Mund eine schwach gefärbte Protoplasmamasse mit mehreren Kernen; unter dieser sind schon Kopf- und Rumpfkeimepidermis lateral vereinigt; nur in den zwei Schnitten, die der Medianebene am nächsten gefallen sind (der eine ist nicht abgebildet), sind sie durch einen schmalen Zwischenraum getrennt. Wo vorn die Kopfkeime aufhören, sieht man das primitive Ectoderm dorsalwärts aufsteigen.

Im Schnitt Fig. 19b erkennt man zugleich, dass der Bau des Schlundkopfes ganz anders als in früheren Stadien geworden ist, und näher bestimmt, dass er in Rückbildung begriffen ist. Von der Schlundwandhöhle sind nur kümmerliche Reste vorhanden; die Wandung ist kollabirt, und in Verbindung hiermit kann man die beiden äusseren Schichten nicht deutlich unterscheiden. Nur zwei Schichten scheinen sich im Schlundkopf gegeneinander schärfer abzugrenzen: Die innere dieser ist wohl = Epithel + Ringmuskeln (die sich nicht scharf von der Grundmasse abheben); die äussere ist = dem früher in der Schlundwandhöhle liegenden Theil der Radiärmuskelzellen + den uhrglasförmigen Zellen, die die Aussenwand

bildeten. In dem Lumen des Schlundkopfes finden sich noch Reste von verschlucktem Eiweiss.

Es ist klar, dass, wenn der Mund geschlossen und die Muskulatur des Schlundkopfes rückgebildet ist, keine weitere Aufnahme von Eiweiss stattfinden kann, wie denn auch keine Schluckbewegungen in diesen späteren Stadien wahrgenommen werden (wogegen fast ununterbrochen wellenförmige Bewegungen der ganzen Leibeswand stattfinden). Und in der That, eine Mundöffnung und Fähigkeit der Eiweissaufnahme wäre in diesen Stadien ein reiner Luxus; denn es gibt so gut wie kein Eiweiss mehr zu fressen; fast alles ist von den zahlreichen, in demselben Cocon lebenden Larven schon verschluckt, wenn sie eine Länge von 4—5 mm erreicht haben; sie liegen dann dicht aneinander und füllen den ganzen Cocon aus. Während der ganzen letzten Entwicklungsperiode im Cocon findet somit keine Nahrungsaufnahme und keine Grössenzunahme statt; nur das schon aufgenommene Eiweiss wird verdaut, und die Larven ändern ihre Form sehr stark, indem sie sich vor allem strecken und abplatten.

Der nächste bedeutungsvolle Vorgang, der in der Mundregion stattfindet, ist eine Einstülpung der vereinigten Kopf- und Rumpfkeime genau an der Stelle der ursprünglichen Mundöffnung (Fig. 20). Diese Einstülpung ist die Anlage des definitiven Mundes und Schlundes. Es ist nur die äusserste Schicht, die definitive Epidermis, die die Einstülpung bildet; sie bietet sich jetzt als ein sehr schönes Cylinderepithel dar. Im Schnitt (Fig. 20) sieht man die Höhle des alten Schlundes hinter dem sich bildenden neuen, noch etwas Eiweiss enthaltend; beide Lumina sind nicht in continuo, sondern durch das neue Schlundepithel getrennt. Die grösseren Zellen des primitiven Ectoderms, die schon in den Schnitten Figg. 19a, b, c abgebildet waren und durch das Verwachsen der Kopf- und Rumpfkeime über den Mund hingeschoben wurden, sind jetzt in die neue Einstülpung mit hineingezogen worden — ein Beweis dafür, dass die Einstülpung sowohl von Elementen der Kopfkeime wie der Rumpfkeime gebildet ist. Es lässt sich als wahrscheinlich hinstellen, dass die künftige Dorsalseite des Schlundepithels wesentlich aus den Kopfkeimen, die Ventralseite aus den Rumpfkeimen entsteht, und dass die Elemente dieser Gebilde sich an den Seitenwandungen des Schlundes begegnen. — Der alte Schlundkopf

hat seine Struktur nicht wesentlich von dem vorigen Stadium geändert; nur sind die letzten Spuren der Schlundwandhöhle verschwunden; ausserdem bemerkt man, dass an verschiedenen Stellen Elemente des definitiven Mesoderms aus den Kopf- und Rumpfkeimen in das Gewebe des alten Schlundkopfes einwuchern.

An weiteren Stadien lässt sich nun erkennen, wie die neue Schlundeinstülpung immer tiefer wird, indem sie den alten Schlundkopf weiter nach hinten drängt und derart in ihn hineinwächst, dass er schliesslich zu den Seiten und dorsalwärts vor dem hinteren Theil der neuen Einstülpung zu liegen kommt (Fig. 21); zu gleicher Zeit erhält diese letztere ihre charakteristische durch drei, in ihr Lumen vorspringende Leisten, bestimmte Form. Unter dem Epithel folgt nun auch das (definitive) Mesoderm am Mundrande mit, wächst nach innen, um die künftige Schlundmuskulatur zu bilden. Während dieser Prozesse endlich bildet sich der alte Schlundkopf ganz zurück: sein Lumen schwindet vollkommen; alle seine Zellen verschmelzen in eine schaumig-faserige Masse mit Kernen (die stark gefärbte Kernkörperchen enthalten), und überall findet in das Gewebe Einwucherung von embryonalen (mesodermalen) Elementen statt. Somit wird nach und nach das ganze Gebilde resorbirt, und bei älteren Larven, wo der hintere Saugnapf sich schon abgesetzt hat, ist keine Spur desselben nachzuweisen.

Wie das primitive Ectoderm ist also auch der ursprüngliche Schlund eine provisorische, vergängliche Bildung, von der sich beim ausgewachsenen Blutegel keine Spur findet. Statt dessen bildet sich durch Vereinigung der Kopf- und Rumpfkeime und darauf folgende Einstülpung an der Stelle des ursprünglichen Mundes der definitive Blutegelschlund.

Während so am vorderen Theil des Darmkanals bedeutende Umwandlungen stattfinden, und die alten Bildungen hier durch neue verdrängt und ersetzt werden, geht der entodermale Mitteldarm seinen einfachen Entwicklungsgang ruhig weiter. Während des ganzen Larvenlebens bis zum Ausschlüpfen des jungen Blutegels aus dem Cocon ändert sich das Entoderm allein quantitativ, nicht qualitativ: Seine Kerne vermehren sich sehr stark, ohne dass sich das Protoplasma um dieselben herum in Zellen sondert. Bei jungen Aulastomen, die im Cocon die Körperform der Eltern voll-

ständig erlangt haben, ist das Entoderm noch nicht als eigentliches Epithel ausgebildet, sondern bildet noch ein grosses zusammenhängendes Plasmanetz mit zahlreichen, eingelagerten Eiweisskugeln und Kernen (Fig. 29). Die endliche Umbildung dieses Entoderms in das Epithel des Mitteldarms habe ich nicht bei Aulastoma, sondern nur bei Nephelis (die in dieser Beziehung mit jener doch wohl ganz genau übereinstimmt) eingehender untersucht. Es sondert sich hier im Laufe einiger Tage nach dem Auskriechen aus dem Cocon das Protoplasma um die Kerne herum in Zellen, die sich gegenseitig abgrenzen, sodass ein wirkliches Epithel entsteht; ein Theil des Eiweisses (auch mit einigen Kernen) wird dabei durch den Enddarm ausgestossen.

Schliesslich sei nur mit wenigen Worten die Entstehung des Enddarms erwähnt, weil derselbe fast immer in Beziehung zum primitiven Ectoderm gebracht wird. Bei den Gnathobdelliden entsteht der Enddarm nicht durch Einstülpung der provisorischen Epidermis; im Gegentheil legt er sich als eine solide Wucherung aus den Rumpfkeimen an, die sich später von vorn nach hinten aushöhlt.

Somit können wir denn als allgemeinstes Ergebniss folgende Thatsache hinstellen: Von dem ganzen spezifisch fungirenden Larvenkörper bleibt nur das Entoderm erhalten; alles übrige geht zu Grunde, wird abgeworfen oder resorbirt. Der Körper des Blutegels bildet sich mit Ausnahme des Mitteldarmepithels aus den Kopf- und Rumpfkeimen, die um den Mund herum verwachsen.

IV. Vergleichende Bemerkungen.

In den vorhergehenden Abschnitten wurde eine Darstellung der allgemeinen Vorgänge beim Aufbau des Blutegelkörpers in der Larve gegeben. Ich beschränkte mich dabei darauf, die Beobachtungen als reine Thatsachen hinzustellen, ohne es zu versuchen, dieselben in Zusammenhang mit entsprechenden Verhältnissen bei anderen, näher oder ferner verwandten Formen zu bringen. Die gewonnenen Ergebnisse sind nun an mehreren ziemlich wesentlichen Punkten mit dem, was gewöhnlich für andere Gliederwürmer vor-

getragen wird, nicht im Einklang; es ist daher natürlich zu untersuchen, inwiefern die Beobachtungen über die Blutegel sich doch vielleicht mit den Verhältnissen bei anderen Gliederwürmern versöhnen liessen. Die Punkte, die besonders erwähnt zu werden verdienen, sind folgende: 1. die Urnieren, 2. die Keimblätter, sowie die primitive und definitive Leibeshöhle, 3. die Kopf- und Rumpfkeime.

1. Die Beziehungen der Urnieren der Blutegel zu denjenigen anderer Gliederwürmer.

In seinem „Treatise of comparative embryology", Vol. II, pag. 567 schreibt Balfour: „The provisional excretory organs of the Leeches cannot be identified with the anterior provisional organs of Polygordius and Echiurus." Trotz dieser so bestimmten Aussprache stellt sich indessen bei näherer Untersuchung heraus, dass wenigstens ebenso viel Gründe für wie gegen die Identität der betreffenden Bildungen sprechen.

Es wurde nachgewiesen, dass die erwähnten Organe von Aulastoma als Zellreihen entstehen, die aus den äusseren Theilen der Rumpfkeime hervorsprossen, unter eigenthümlichen Formveränderungen sich von diesen ablösen und im ausgebildeten Zustande ringförmige, von mehreren Kanälen durchsetzte Organe darstellen, ohne jedoch eine äussere noch innere Mündung zu besitzen; schliesslich werden sie dann resorbirt. Wollen wir nun hiermit die Urnieren von typischen Annelidenlarven (Polygordius u. a.) vergleichen, so ist zwar ihr erstes Entstehen noch nicht hinlänglich untersucht worden; indessen liegen sie in ihrem primitiven, noch unverästelten Zustand den sogenannten Mesodermstreifen an und schliessen sich ihnen mit ihrem Hinterende genau an. Derartige Bilder wie die Figg. 57—58 von Hatschek (l. c.), sowie auch einige der Figuren in der Abhandlung R. v. Drasche's[23]) geben der Vermuthung, dass die Urnieren aus den erwähnten Streifen entstanden seien, eine Stütze. Auch bei Gastropoden (Planorbis) sollen sich diese

[23]) R. v. Drasche, Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. I. Entwicklung von Potamoceros triqueter. Wien 1884. — Diese Schrift ist mir hier leider nicht zugänglich, sodass ich die Nummern der betreffenden Figuren nicht genauer angeben kann.

Organe nach Rabl[24]) aus dem vorderen Abschnitt der Mesodermstreifen entwickeln.

Was den Bau der Urnieren bei den Larven vom Lovén'schen Typus betrifft, so sind sie ebenso wie bei den Blutegeln Röhren, die aber sehr regelmässig verästelt sind und eine äussere sowie mehrere innere Oeffnungen (Wimpertrichter) besitzen. Die Existenz letzterer kann den Vergleich keineswegs beeinträchtigen; bekanntlich haben die Segmentalorgane von Nephelis und Clepsine innere Wimpertrichter, während diese bei Hirudo und Aulastoma fehlen, und es fällt doch Niemandem ein, an der Homologie dieser Gebilde zu zweifeln; ebenso variirt dieses Verhältniss bei den Segmentalorganen der Plagiostomen. Und was die äussere Oeffnung betrifft, so ist es schon schwieriger, sich das Wegfallen dieser vorzustellen; indessen sollen auch die Urnieren von Planorbis nach Rabl (l. c.), der sie auch an Schnitten studirte, keine äussere Mündung besitzen, und diese hat man doch ohne Bedenken den Urnieren von Polygordius (wie mir scheint, nicht ohne Berechtigung) gleichgestellt. Auch kann darauf hingewiesen werden, dass die Urnieren von Aulastoma nur an einem bestimmten Punkt an die Haut geheftet sind; möglicherweise stellt dieser Anheftungspunkt eine Reminiscenz einer Oeffnung dar.[25]) — Der histologische Bau ist prinzipiell derselbe wie bei Polygordius und Gastropoden, indem die Urnieren auch bei den Blutegeln aus durchbohrten, ganz oder halb ringförmigen Zellen gebildet (ohne Sonderung im Epithel und sonstige Gewebsschichten). Hierauf kann indessen nur wenig positives Gewicht gelegt werden.

Ein scheinbarer Gegensatz könnte darin gefunden werden, dass die Urnieren bei den, dem eigentlichen Lovén'schen Typus angehörigen, Larven an der Grenze von Kopf- und Rumpftheil gefunden werden, mit ihren Wimpertrichtern in die Höhle des Kopfschirmes hineinragend, während sie bei den Blutegeln vollständig im Bereich des Rumpfes liegen. Das hat indessen gar nichts zu bedeuten; denn

[24]) C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Morphol. Jahrb. Bd. V, 1879, pag. 597—599.

[25]) Interessant erscheint die Existenz eines nach hinten laufenden Sammelganges an jeder Urniere bei Nephelis, wie von mir nachgewiesen, aber noch nicht veröffentlicht. Wie schon erwähnt, war es mir auch nicht möglich, bei dieser Gattung Oeffnungen nachzuweisen.

alle Theile sind bei den Blutegellarven so verschoben, dass von einer derartigen Identifizirung der Körperregionen keine Rede sein kann. — Auch die Abweichung bezüglich der Zahl dieser Organe hat nicht viel zu bedeuten. Aulastoma besitzt deren vier Paare, Hirudo drei, Nephelis zwei, sodass innerhalb der Blutegel selbst bedeutende Verschiedenheiten sich darbieten. Mehr Gewicht könnte auf die Darstellung gelegt werden, die Hatschek von der Entwicklung der definitiven Segmentalorgane bei Polygordius in Relation zu den Urnieren gegeben hat, weil dieselbe von den Verhältnissen, die wir bei den Blutegeln treffen, nicht unerheblich abweicht. Die Segmentalorgane von Polygordius sollen sich durch Abgliederung aus zwei aus den Urnieren hervorsprossenden „Segmentalgängen" bilden und später äussere und innere Mündungen erhalten; bei den Blutegeln dagegen trennen sich die Urnieren von den Rumpfkeimen schon in einem sehr frühen Stadium, wo von Differenzirung der Segmentalorgane in den letzteren noch keine Rede ist. Sind die Beobachtungen Hatschek's richtig, dann entsteht schon eine erhebliche Schwierigkeit für die versuchte Zurückführung der Urnieren; indessen harren diese Angaben noch der Bestätigung,[26]) wie denn auch die Darstellung desselben Autors von der Entwicklung der Segmentalorgane von Criodrilus (aus zwei den „Segmentalgängen" entsprechenden soliden Längssträngen) durch Kleinenberg's Beobachtungen[27]) durchaus nicht bestätigt wurden.

Wie dem nun auch sei, so scheint so viel festgestellt zu sein: Die Urnieren der Meeresanneliden, der Blutegel und der Mollusken

---

[26]) Mit Recht hat auch Balfour (l. c. II, pag. 565—566) eine Bestätigung dieser Beobachtungen verlangt, bevor er das rechte Vertrauen in sie setzen kann. Ich hatte im vorigen Jahre in Villefranche-sur-mer Gelegenheit, einige Polygordiuslarven zu untersuchen; indessen reichte das Material, das sich nur während weniger Tage darbot, nicht hin, um die Entwicklung des Excretionsapparates genauer zu verfolgen. Desshalb sei nur wenig Gewicht darauf gelegt, dass ich die „Segmentalgänge" nicht beobachten konnte (während sowohl die Urniere wie die definitiven Segmentalorgane sehr deutlich sichtbar waren). Soviel sei aber gesagt, dass die betreffenden Bilder von Hatschek (besonders die Figg. 73—75) in ungebührender Weise schematisirt sind, und dass es bei der Darstellung so wichtiger Verhältnisse mehr auf Naturtreue als auf durch Schematismus erreichte Klarheit ankommt.

[27]) Kleinenberg, Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878, pag. 51.

sind röhrenförmige Organe, die in der primitiven Leibeshöhle gelegen sind, durch Sprossung aus den Rumpfkeimen (resp. Mesodermstreifen) entstehen und bei der Umbildung der Larve (resp. des Embryo) ins vollkommene Thier zu Grunde gehen. Diese Uebereinstimmung im Entstehen, Bau, Lage und Schicksal lassen eine Identifizirung nicht ohne Weiteres abweisen.

2. Die Keimblätter, die primitive und definitive Leibeshöhle.

Seit dem Erscheinen von Haeckel's Gastraea-Theorie gibt es keine Frage, die von den Zoologen so eifrig in Angriff genommen wurde, wie die Lehre von den Keimblättern, ihrer Entstehung aus dem Ei und ihrer Umbildung in die definitiven Organe. Besonders in der Keimesgeschichte der wirbellosen Thiere hat sich in den verflossenen Jahren eine ungeheure Literatur angehäuft, durch welche theils neue Thatsachen gefördert wurden, theils Ansichten sich gründeten, die es versuchen sollten, die scheinbar auseinander gehenden Resultate der modernen Beobachtungen zu versöhnen.

Die ursprüngliche Lehre von Haeckel u. A. war die: Es gebe zwei primäre Blätter (Ectoderm und Entoderm); zwischen diesen bilde sich ein drittes, sekundäres Keimblatt (Mesoderm), und diese drei Blätter wären dann bei den verschiedenen Thiergruppen dazu bestimmt, genau dieselben Gewebe und Organe zu produziren. Diese mit grosser Konsequenz und Energie von ihrem Urheber verfochtene Ansicht entsprach bei Weitem nicht den thatsächlichen Verhältnissen, und von vielen Seiten wurde desshalb ernstlich gegen dieselbe protestirt. Besonders gegen den letzteren Satz, dass die Produkte der Keimblätter überall dieselben seien, richteten Semper u. A. ihre Angriffe; indem der genannte Forscher zwar die zweiblättrige Urform anerkennt, stellt er die Ansicht auf, die Keimblätter der niederen Thiere seien „etwas Flüssiges, Variables“, aus denen sich bei verschiedenen Thieren Verschiedenes ausbilden könne, und dass dieselben erst bei den höheren Thieren eine schärfere Fassung erhalten haben (l. c. pag. 243—244). Zu wesentlich demselben Ergebniss führte auch die Reihe von schönen und ausgedehnten histologischen und morphologischen Untersuchungen, besonders über Coelenteraten, die von den Brüdern Hertwig in ihren „Studien zur Blättertheorie“ veröffentlicht wurden. Man braucht nur daran

zu erinnern, dass die Aktinien ein ectodermales und entodermales, die Medusen nur ein ectodermales und die Rippenquallen ein ecto- und mesodermales Nervensystem besitzen.

Indem nun die Brüder Hertwig die bei Untersuchung der Coelenteraten gewonnenen Ergebnisse weiter verfolgen und an dem mittleren Keimblatt der Bilaterien anzuwenden versuchen, gelangen sie zu einer eigenthümlichen Auffassung, der sogen. „Coelomtheorie.“ Nach dieser soll man unter dem sogen. Mesoderm der Bilaterien zwei gänzlich verschiedene Bildungen vermischt haben, die als Mesoblast und Mesenchym unterschieden werden. Ersteres soll aus seitlichen Urdarmdivertikeln entstehen; letzteres dagegen soll kein eigentliches Keimblatt sein, sondern durch Einwandern von Zellen der primären Blätter in die Furchungshöhle oder die embryonale Gallerte gebildet werden. Nach dem Nichtvorkommen resp. Vorkommen des Mesoblasts zerfallen dann die Bilaterien in die (eigentlich nur zweiblättrigen) Pseudocoelier (Mollusken, Bryozoen, Rotatorien, Plathelminthen) und die (vierblättrigen) Enterocoelier (Chaetognathen, Brachiopoden, Echinodermen, Enteropneusten, Nematoden und alle echt gegliederten Thiere), indem eine ganz verschiedenartige Beschaffenheit aller mesodermalen Gewebe und Organe auch bei den ausgebildeten Thieren durch das genannte Vorkommen bedingt werden soll (epithelialer und mesenchymatöser Gewebstypus). Besonders soll die Leibeshöhle ganz verschiedenartig sein; bei der ersten Gruppe soll sie durch Spaltungen im Mesenchym entstehen, und ein Epithel soll ihr abgehen (Schizocoel); bei den anderen entsteht sie typisch aus den Urdarmdivertikeln und besitzt in Folge der Entstehung immer ein Peritonealepithel (Enterocoel). Es fehlt indessen nicht an Mesenchym bei vielen Enterocoeliern, z. B. bei Anneliden- und Echinodermenlarven, wie auch viele Gewebe und Organe der erwachsenen Thiere der genannten Hauptgruppe aus Mesenchym aufgebaut sein soll (die Bindegewebsgruppe, Blut, Gefässsystem, mesenchymatöse Muskulatur).

Es ist hier nicht der Ort, alle die Schwächen dieser Theorie hervorzuheben[28]); theils ist dies schon von anderer Seite geschehen

[28]) Es braucht nur an die Mollusken erinnert zu werden. Sie sollen Pseudocoelier sein, und doch hat bekanntlich ihre Pericardialhöhle ein Epithel, wie dieselbe denn auch schon früher als Leibeshöhle in Anspruch genommen wurde

(z. B. von Balfour), und theils liegt sie ganz ausserhalb des Rahmens meiner Aufgabe. Es soll hier nur untersucht werden, wie sich die Entwicklung der Blutegel und der Anneliden überhaupt zu der genannten Auffassung stellt.

Indem die Brüder Hertwig die Anneliden der Gruppe der Enterocoelier einreihen, gehen sie hauptsächlich vom Bau der erwachsenen Thiere aus, und die Leibeshöhle der Borstenwürmer sowie die dieser entsprechenden kontractilen Sinusse der Blutegel sind auch ganz richtig von Epithel ausgekleidet. Um nun auch in der Entwicklungsgeschichte eine Uebereinstimmung mit typischen Enterocoeliern zu erlangen, müssen konsequenterweise die Rumpfkeime (resp. Mesodermstreifen) der Anneliden mit den Urdarmdivertikeln jener identifizirt werden, welchen Weg denn auch die Brüder Hertwig eingeschlagen haben. Und wirklich, so lange es allgemein vorgetragen wurde, dass nur mesodermale Organe aus den Rumpfkeimen entstehen, und dass die Kopfkeime nur die Anlagen des Gehirns seien, so lange man ferner die Entwicklung der Nemertinen nicht mit derjenigen typischer Anneliden in Einklang brachte, so lange liess sich auch der genannte Vergleich, obgleich durch die embryologischen Thatsachen nur sehr schwach gestützt und in vielfacher Hinsicht bedenklich, doch wenigstens als denkbar und durchführbar darstellen. Es ist ja vollkommen sicher, dass bei den Blutegeln entwicklungsgeschichtlich zwei ganz verschiedene Leibeshöhlen vorkommen, eine provisorische und eine definitive, die miteinander absolut nichts zu thun haben. Erstere würde nach der Hertwig'schen Theorie eine Art Schizocoel oder Blastocoel darstellen, das im Laufe der Entwicklung durch ein Enterocoel verdrängt wurde.

Es wurde indessen oben für Aulastoma — und genau dasselbe gilt für Nephelis — der Nachweis geliefert, dass einerseits sowohl ectodermale wie mesodermale Bildungen aus den Rumpfkeimen entstehen, und dass andererseits aus den Kopfkeimen nicht nur das Gehirn, sondern auch alle mesodermalen Theile und Epidermis des Kopfes hervorgehen. Es wird in dem folgenden Abschnitt

(hauptsächlich wegen der Einmündung der inneren Nierenöffnung in dieselbe). Grobben, der neuerdings (bei den Cephalopoden) die Sache sorgfältig prüfte, kam auch zum nämlichen Ergebniss. (Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien, Bd. V, Heft 2).

versucht werden, diesen typischen Vorgang in seinen verschiedenen Modifikationen auch bei den übrigen Gliederwürmern nach den vorliegenden Angaben nachzuweisen. Trifft nun diese Verallgemeinerung nicht zu, mit anderen Worten: sind wirklich so wesentliche, ich möchte sagen fundamentale Verschiedenheiten in der Anordnung der embryonalen Schichten bei so nah verwandten Typen wie z. B. Oligochaeten und Hirudineen vorhanden, dass sich diese bezüglich der Blätterbildung nicht aufeinander zurückführen lassen, dann kann man ganz ruhig die „Coelomtheorie“ und alle ähnlichen Erklärungsversuche vorläufig ad acta legen und empirisch und exakt weiter arbeiten, bis wenigstens die Grundlage für den embryologischen Vergleich näher verwandter Typen gewonnen ist.

Trifft aber die genannte Verallgemeinerung zu, dann ist die „Coelomtheorie“ ein für allemal gefallen. Denn bei den Enterocoeliern sollen nach ihr Entoderm + Mesoderm von Anfang an gewissermaassen ein Keimblatt im Gegensatz zum Ectoderm bilden, und in den typischen Fällen (Chaetognathen, Brachiopoden u. s. w.) ist dies ja auch bestimmt nachgewiesen. Bei den Anneliden aber ist soviel als gesichert anzusehen, dass eben Ectoderm und Mesoderm ein Keimblatt im Gegensatz zum Entoderm ausmachen, was besonders bei eiweissschluckenden Larven sehr deutlich hervortritt, und dass dies nicht nur bei den Blutegeln der Fall ist, zeigen Kleinenberg's und Salensky's Beobachtungen über verschiedene Polychaeten und Oligochaeten (vergl. weiter unten), nach welchen die Mesodermstreifen nicht nur von den „Urmesodermzellen“, sondern auch durch Ectodermwucherung produzirt werden. Am allerdeutlichsten tritt dies bei den Nemertinenlarven hervor. Hier bilden Ecto- und Mesoderm eine gemeinsame aus den sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimen entstehende Anlage im Gegensatz zum Entoderm, und die provisorische Epidermis wird abgeworfen, ganz wie bei den Blutegeln.

So hätten wir denn ausser den zwei Hertwig'schen Typen der Mesodermbildung noch einen dritten solchen: denjenigen der Gliederwürmer. Er wäre dadurch charakterisirt, dass Ecto- und Mesoderm eine gemeinsame Anlage bilde, die vom Entoderm scharf getrennt wäre; das Ectoderm wäre dabei nur in bestimmten Regionen, die als Keimzonen bezeichnet werden können, zur Produktion des Mesoderms befähigt. Am reinsten wäre der Typus bei den Nemer-

tinen erhalten; bei den eigentlichen Anneliden wäre er u. a. gewöhnlich dadurch modifizirt, dass einige durch Grösse ausgezeichnete Zellen frühzeitig in die Tiefe wandern und wenigstens einen sehr wesentlichen Antheil an der Produktion der Rumpfkeime nehmen.

Das sind die Thatsachen. Es widerstrebt mir und scheint mir zwecklos zur Zeit, dieselben zum Aufbau irgend eines Systems oder einer Theorie verwerthen zu wollen. Die Brüder Hertwig haben eben, um ihre „Coelomtheorie“ durchzuführen, viele Thatsachen in den Rahmen derselben hineingezwängt, weil sie sich nicht natürlich einfügen liessen, und bei jedem anderen Systematirungsversuch würde es heutzutage ganz ebenso gehen, eben weil das ganze Problem der Mesodermbildung noch sehr im Argen liegt. Das wesentliche Verdienst der Hertwig'schen Arbeit liegt darin, dass sie mit Bestimmtheit behauptet haben, dass man ohne genügende Begründung sehr heterogene Dinge unter dem Begriff „Mesoderm“ vermischt hatte. Aber das Positive der Arbeit, das System, hat in keiner Weise fördernd gewirkt, und wie wäre es denn auch möglich auf einem Gebiete, wo noch selbst das rein Thatsächliche so wenig erschöpft ist, schon jetzt die richtige Theorie geben zu können? Man lege die neueren Arbeiten z. B. über Gastropodenentwicklung von Fol,[29]) Rabl (l. c.) und Sarasin[30]) nebeneinander, und man wird zugeben, dass es mit Theorien über die Mesodermbildung bei den Mollusken keine übermässig grosse Eile hat; denn die Autoren widersprechen sich, nicht nur im Vergleichen, sondern in ihrer Darstellung des rein Thatsächlichen.

Ich habe mich bei der Hertwig'schen „Coelomtheorie“ ziemlich lange aufgehalten, weil dieselbe meines Erachtens nach den einzigen bis jetzt gelieferten umfassenden Erklärungsversuch für das mittlere Keimblatt darstellt, und weil dieselbe trotz der in ihr enthaltenen Irrthümer mit Konsequenz und Klarheit der Darstellung durchgeführt ist, ferner weil sie ein grosses Aufsehen unter den Zoologen hervorgerufen hat, und weil sie durch die Resultate meiner Beobachtungen in direktester Weise widerlegt wird. Dagegen wäre es eine vollkommen überflüssige Mühe, sich mit den von anderen

[29]) H. Fol, Études sur le développement des Mollusques. III. Gastéropodes pulmonés. Arch. de zool. exp. et génér. Tom. VIII, 1880, pag. 103—232.

[30]) P. B. Sarasin, Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. VI, 1882, pag. 1—68.

Autoren aufgestellten Ansichten über das mittlere Keimblatt zu beschäftigen. So ist hier und da eine durch einen Missbrauch von technischen Ausdrücken sogen. „Theorie" epidemisch geworden, nämlich die, dass die „Urzellen des Mesoderms" die ersten Differenzirungen der Gastraea oder der Planaea — man kann es haben, wie man will — mit linearer (!!) Bewegung seien. Sogar über die Urfunktion dieser Zellen sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden, von denen man jedenfalls soviel sagen kann, dass sie genau die gleiche Tiefe der Begründung und dieselbe Berechtigung haben. Der eine Autor fasste sie als „Schluckzellen", der andere als „Geschlechtszellen" der Gastraea auf. Derartige Träumereien lassen exakter denkende Untersucher auf sich beruhen. — Der spezielle uns hier beschäftigende Gegenstand, die (sekundäre) Leibeshöhle der Blutegel, ist neuerdings auch solchen Bemühungen ausgesetzt gewesen, indem Arnold Lang[31]) auch seine „Theorie" für dieselbe hat. Was man bisher als Leibeshöhle dieser Thiere betrachtet hatte, soll nämlich keine solche sein; indem sich Lang in mehreren Beziehungen den Hertwig'schen Anschauungen anschliesst, vergleicht er den Enterocoeltaschen der typischen Enterocoelier die blindsackartigen Divertikel des Mitteldarms der Blutegel, und er geht soweit, dass er diese einfach mit dem Namen „Enterocoeltaschen" belegt.

„Gräulich, theurer Freund, ist solche Theorie", wird man versucht auszurufen, wenn man derartige „theoretische Erörterungen" liest.

3. Die Homologieen der Kopf- und Rumpfkeime.

Der scharf ausgesprochene entwicklungsgeschichtliche Gegensatz von Kopf und Rumpf wurde in seiner Allgemeinheit bei den Gliederwürmern zuerst von Semper (l. c.) betont. Sonst stellte man gewöhnlich nur einen entwicklungsgeschichtlichen Gegensatz von Kopf- und Rumpfnervensystem auf; indem aber Semper, von den Knospungsvorgängen der Naiden ausgehend, sich auch der Larvenentwicklung der Blutegel zuwandte, gelang es ihm bei der Nephelislarve, die Kopfkeime nachzuweisen und in ihrer Ent-

[31]) A. Lang, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen. Mittheil. a. d. zoologischen Station zu Neapel, III, 1882, pag. 187—251.

wicklung theilweise zu verfolgen, indem er erkannte, dass nicht nur das Gehirn, sondern auch noch Bindegewebe und Muskulatur des Kopfes aus jenen entstehen. Der wesentlichste Unterschied zwischen dieser Entwicklung der Larven und den Knospungsvorgängen, nämlich der, dass im ersten Falle der weitaus grösste Theil eines provisorischen Larvenkörpers (wie Epidermis, Muskulatur und Nervensystem, Schlund, Urnieren) abgeworfen oder resorbirt wird, während solches selbstverständlich bei der Knospung nicht stattfindet, wurde ihm jedoch nicht ganz klar.

Wie die Arbeit von Semper gleich bei ihrem Erscheinen keinen grossen Einfluss auf die Mehrzahl der Zoologen ausübte, so haben auch die eben erwähnten Beobachtungen nicht allgemein Eingang gefunden. Es lag dies wohl theils daran, dass sich an dieselben nothwendigerweise Betrachtungen anknüpfen mussten, die zu mehreren herrschenden Doktrinen in scharfem Widerspruch standen, theils aber auch darin, dass Semper eben die komplizirten und schwieriger verständlichen Vorgänge bei der Knospung in den Vordergrund stellte und seine Beobachtungen über die Nephelisentwicklung nur mehr nebenbei behandelte und nicht weiter ausführte, auch nur durch einige nicht vollkommen korrekte Schemata illustrirte. Ausserdem wurden seine Ergebnisse über die Blutegelentwicklung, wie schon erwähnt, ganz kurz nachher von anderer Seite (Bütschli, Hatschek) in Abrede gestellt, allerdings in einer sehr flüchtigen Weise. Und damit wurden auch die Resultate über die Knospung der Naiden meistens ignorirt, wie auch — was ganz besonders zu betonen und zu bedauern ist — in keinem der seitdem erschienenen bekannten Lehrbücher (Gegenbaur, Claus, Balfour) Rücksicht auf dieselben genommen ist. Und von einem Schüler Claus', B. Hatschek wurden sie zwar erwähnt, jedoch nur um sie in einer ebenso apodiktischen wie willkürlichen und oberflächlichen Weise zurückzuweisen. Was das äusserst banale Philosophiren dieses letztgenannten Verfassers selbst über den Gegensatz von Kopf und Rumpf betrifft, so will ich mir die nicht lohnende Mühe versparen, darauf näher einzugehen und verweise nur auf die sehr zutreffenden Bemerkungen, die J. v. Kennel[32]) darüber gemacht hat, die man aber, wie es scheint, auch ignoriren will.

---

[32]) J. v. Kennel, Ueber Ctenodrilus pardalis. Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg, Bd. V, 1882.

Die oben dargelegten Beobachtungsresultate haben die Ansichten Semper's theils bestätigt, theils erweitert. Es wurde gezeigt, dass bei den Blutegeln der primäre Gegensatz zwischen Kopf und Rumpf nicht allein in der Entwicklung des Nervensystems gegeben ist, sondern dass die Gewebe des Kopfes überhaupt (Epidermis, Nervensystem, Muskulatur, Bindegewebe) getrennt von denjenigen des Rumpfes angelegt werden. Es ist nun die am nächsten liegende Frage: Wie verhält sich dieser Modus der Entwicklung zu den bei den anderen Gruppen der Gliederwürmer obwaltenden Verhältnissen? Die beschriebenen Vorgänge müssen also mit den entsprechenden Entwicklungsverhältnissen bei Nemertinen, Polychaeten und Oligochaeten verglichen werden. Bei diesem Vergleich werde ich mich innerhalb sämmtlicher Gruppen ausschliesslich auf solche Formen beziehen, bei denen die Eier nicht sehr reich an Nahrungsdotter sind; bei den Formen, deren Eier mit reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet sind, sind die Entwicklungsvorgänge zeitlich wie räumlich so zusammengezogen, dass sie einerseits nicht in typischer Reinheit hervortreten, andererseits auch sehr schwierig erkennbar sind.

Der Vergleich mit den Nemertinen ist so klar und einfach wie nur möglich. Es entstehen hier, sowohl bei der Pilidiumlarve (Metschnikoff[33]), Bütschli[34]) wie beim Desor'schen Typus (Barrois[35]) genau dieselben vier Keime, die wir bei den Blutegeln kennen gelernt haben, und zwar in übereinstimmender Lage mit denen von Aulastoma: Zwei vor, zwei hinter der primitiven Mundöffnung.[36]) Und aus diesen Keimen baut sich der ganze Nemertinenkörper mit Ausnahme eines Theils des Darmepithels hervor, indem die primitive Epidermis (mit einem Male) abgeworfen wird, während sich aus der äussersten Schicht der Keime eine neue ge-

[33]) E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen. Mém. de l'Acad. impér. de St. Petersbourg. Tom. XIV, 1869.

[34]) O. Bütschli, Arch. für Naturgesch. 1873, Bd. 1, pag. 276—283.

[35]) J. Barrois, Mémoire sur l'embryologie des Nemertes. Ann. des sc. nat. Ser. 6, Tom. VI, 1877.

[36]) Bei der Nephelislarve liegt bekanntlich der Mund am Vorderende, auf einen vorstehenden Kopfzapfen hinaus verschoben, und in Zusammenhang hiermit entstehen auch die Kopfkeime hinter dem Munde, was doch ein ganz unwesentliches Verhältniss ist.

bildet hat (Desor'scher Typus[37]), und speziell bilden sich aus den Kopfkeimen der Rüssel und das Gehirn, während die beiden Hauptnervenstämme des Rumpfes, die gewöhnlich und wohl mit Recht der Bauchkette der eigentlichen Anneliden verglichen werden, höchst wahrscheinlich aus den Rumpfkeimen hervorgehen (Barrois[38]).

Schon Leuckart hat (l. c. pag. 700) auf die Existenz eines bauchständigen Keimstreifens bei Nemertinen hingewiesen, und Semper versuchte es nach seinen Beobachtungen an Nephelis, die Kopf- und Rumpfkeime der Blutegel mit den vier Einstülpungen der Pilidiumepidermis zu vergleichen; indessen fehlte ihm noch eine Hauptstütze dieser Annahme: die Existenz der provisorischen Epidermis bei den Blutegeln. Die von Semper vertretene Ansicht fand bisher wenig Beachtung: Im Gegentheil wurde der Entwicklungsmodus durch die vier Keime später meistens als etwas Unwesentliches, nur für die Gruppe der Nemertinen Charakteristisches betrachtet. So schreibt z. B. Hatschek folgende charakteristische Sätze (l. c. pag. 104): „Die Larvenform der Nemertinen, das Pilidium, liesse sich leicht auf die Trochophoraform zurückführen. Auch die Metamorphose des Pilidiums liesse sich auf die Metamorphose der Anneliden zurückführen. Die Faltenbildungen und das theilweise Abwerfen des Larvenleibes kann man der Bildung von embryonalen Hüllen vergleichen.“ Dass durch solche reine Phrasen keine wirklichen Anhaltspunkte für „Zurückführungen“ und „Vergleiche“ gewonnen werden können, ist ziemlich klar. — Auch Balfour (l. c. I. pag. 169) sieht den Entwicklungsmodus der Pilidiumlarve als „merely a secondary process of growth, similar to the formation of the imaginal discs in the larvae of Diptera“ an. — Endlich vergleicht Salensky[39]) ohne Weiteres die Ectodermverdickung am Scheitelfeld des Pilidiums der „Scheitelplatte“

---

[37]) Bekanntlich bildet sich bei den Nemertinen mit Pilidiumentwicklung noch dazu die alleräusserste Schicht der Kopf- und Rumpfkeime in eine zweite provisorische Haut, das sogen. Amnion um.

[38]) Die Seitenorgane der Nemertinen sollen nach Metschnikoff und Barrois aus den seitlichen Theilen des primitiven Oesophagus entstehen; indessen finde ich in den citirten Schriften keinen vollgültigen Beweis hierfür, und andererseits vermuthet Bütschli ihre Entstehung aus den Rumpfkeimen.

[39]) Salensky, Biolog. Centralblatt, Bd. II, 1882, pag. 201.

der Polychaeten (!), obgleich bekanntlich erstere abgeworfen wird, während sich aus der letzteren das Gehirn entwickeln soll.

Hervorzuheben ist noch eine Beobachtung von Barrois (l. c. pag. 65) über die Entwicklung des definitiven Schlundes. Dieser Verfasser gibt an, dass beim Abwerfen der provisorischen Haut der Desor'schen „Larve" auch der grösste Theil des ursprünglichen Oesophagus mit abgeworfen werde; statt dessen bilde sich ein neuer Schlund aus, der nach Barrois' Angabe aus einem jederseitigen Rest des alten Oesophagus durch Verbreiterung und Vereinigung hervorgehen soll; durch diesen Vorgang wird der ursprüngliche Mund geschlossen, die neugebildete Oeffnung soll aber genau an der Stelle der alten entstehen.[40]) Die Sache ist nur an Oberflächenbildern, nicht an Schnitten studirt worden, und ohne Schnitte ist es hier kaum möglich, genauere Angaben zu machen. Bei der Annahme, dass der neue Schlund statt aus den seitlichen Theilen des alten aus den sich vereinigenden Kopf- und Rumpfkeimen entstehe, würde der Vorgang prinzipiel derselbe wie bei den Blutegeln sein.

Der Vergleich mit den Polychaeten ist nicht ganz so einfach wie der vorige. Erstens gibt kein einziger der neueren Verfasser an, dass bei den Larven dieser Thiere eine provisorische Epidermis abgeworfen werde.[41]) Dieser Punkt bedarf noch einer speziell hierauf gerichteten Revision; selbst wenn sich indessen dabei herausstellen sollte, dass sich dies richtig verhalte, wäre das kein absolutes Hinderniss für einen näheren Vergleich. Dann aber geben auch die meisten Autoren eine einheitliche, bilaterale Anlage für Kopf- und Rumpfmesoderm, sowie einen medianen Ursprung des Gehirns an; unter den neueren Verfassern werden diese Ansichten ver-

---

[40]) Auch hat es Barrois nach Bütschli's Beobachtungen wahrscheinlich gemacht, dass bei den Nemertinen mit Pilidiumentwicklung derselbe Vorgang stattfindet.

[41]) Die alte Angabe von Desor (On the Embryology of Nemertes, with an appendix on the embryonic development of Polynoë. Boston journal of nat. hist. Vol. VI, 1850—1857, pag. 1—18) kann nämlich nicht ohne Weiteres hierfür verwerthet werden, weil sie von Busch (Beobacht. über Anat. und Entw. einiger wirbelloser Seethiere. 1851, pag. 57—58) bestritten wird, wesentlich auf Grundlage von Max Müller's Beobachtungen (Ueber die Entw. und Metamorphose der Polynoën. Müller's Archiv, 1857, pag. 323—334).

treten durch Hatschek,[42]) Salensky,[43]) Goette,[44]) R. von Drasche.[45])

Im Gegensatz zu diesen Darstellungen stehen die bis jetzt leider nur in Form einer vorläufigen Mittheilung veröffentlichten Untersuchungen Kleinenberg's.[46]) Ich beziehe mich hier wesentlich auf diese Arbeit, weil ich immer in Kleinenberg einen sehr gewissenhaften Beobachter gefunden habe, und weil seine Ergebnisse sich am besten mit den bei Nemertinen und Blutegeln bestehenden Verhältnissen in Einklang bringen lassen; auch ist immerhin mehr Gewicht auf positive Befunde als auf ein Nicht-Auffinden (der gesonderten Anlage des Kopfmesoderms) zu legen; gewöhnlich hat man ja nämlich in dogmatischer Weise gar nicht hierauf geachtet. Ausserdem ist es sehr wohl möglich, dass innerhalb der formenreichen Gruppe der Polychaeten die embryologischen Vorgänge in verschiedener Weise modifizirt sind; dann sind aber jedenfalls die von Kleinenberg geschilderten Verhältnisse die, welche für uns das grösste Interesse darbieten.

Aus Kleinenberg's Beobachtungen geht nämlich hervor, dass (bei Lopadorhynchus) 1. sowohl das Gehirn wie die Bauchkette nicht median, sondern bilateral entstehen (letztere ohne Betheiligung einer medianen Einstülpung), und 2. dass sämmtliche Gewebe des Kopfes mit einziger Ausnahme der Epidermis sich von denjenigen des Rumpfes getrennt anlegen; die Mesodermstreifen und das Nervensystem des Kopfes wie des Rumpfes sollen jede für sich als bilaterale Ectodermwucherungen entstehen. Die Unterschiede von den Nemertinen und Blutegeln sind somit wesentlich nur die, dass Nerven-

---

[42]) Hatschek, l. c. Obgleich Polygordius keine echte Polychaete ist, habe ich sie doch hierher gebracht, weil die Larvenform und Entwicklung sich dem für die Polychaeten gegebenen Schema vollkommen fügt.

[43]) Salensky, l. c. In seiner ausführlichen Publikation gibt Salensky (für Psygmobranchus) an, dass die Entstehung des Kopfmesoderms ihm unbekannt geblieben sei; sie hängt aber anfangs nicht mit dem Rumpfmesoderm zusammen. Letzteres soll theilweise durch Ectodermwucherung entstehen. (Arch. de Biologie. Tom. III, pag. 345—378).

[44]) A. Goette, Abhandl. zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. 1882. Diese Arbeit kenne ich nur aus Referaten.

[45]) R. v. Drasche, l. c.

[46]) Kleinenberg, Sull' origine del sistema nervoso centrale degli Anelidi, l. c.

system und Mesoderm im Kopf wie im Rumpf gleich von Anfang an getrennt auftreten, und dass keine Neubildung der Epidermis stattzufinden scheint. — Ausserdem schliesst sich Kleinenberg's Darstellung darin sehr hübsch an die Befunde bei den Blutegeln an, dass provisorische Muskeln (Ringmuskel unter dem praeoralen Wimperkranz), sowie (im Kopflappen) Nervenzellen vorkommen, welche später „degeneriren oder Funktion wechseln" (letzteres möchte ich doch bezweifeln). Sehr unsicher ist dagegen der Vergleich der Schlundbildung bei Polychaeten und Hirudineen: Kleinenberg gibt hierüber an, dass der alte Oesophagus von einem neuen (aus paarigen, dorsalwärts entwickelten Divertikeln des alten entstehenden) Schlund verdrängt werde.

Auch der Vergleich mit den Oligochaeten bereitet Schwierigkeiten; über den eiweissschluckenden Entwicklungstypus (Lumbricinen) liegen hier Arbeiten dreier Forscher vor: Kowalevski (l. c.), Hatschek[47]) und Kleinenberg (Lumbricus trapezoides, l. c.)

Kowalevski gelangte bei seiner bekannten Anwendung der Keimblätterlehre auf die Gliederwürmer zu dem Ergebniss, dass jede der drei primitiven Schichten des Embryos ihren bestimmten Antheil am Aufbau des Thieres habe: dass aus dem „oberen oder sensoriellen Blatte" Epidermis, Nervensystem und Schlundepithel entstehen, aus dem „unteren oder Darmdrüsenblatt" das Mitteldarmepithel hervorgehe, und dass aus dem innerhalb der primitiven Epidermis liegenden Keimstreifen nur mesodermale Theile sich ausbilden. Ueber die Entstehung des Gehirns hat er keine spezielle Angaben; nur wird ganz im Allgemeinen gesagt: Das Nervensystem entsteht aus dem „oberen" Blatte.

Viel bestimmter drückt sich in dieser letzteren Beziehung Hatschek aus. Er sagt (Studien etc., pag. 10): „Vor der Mundöffnung, nur in geringer Entfernung vor dem vorderen Mundrande, entsteht durch rege Zellvermehrung eine quergestellte längliche Verdickung des Ectoderms; diese noch einschichtige Zellanhäufung ist die Scheitelplatte, von welcher aus die Differenzirung des oberen Schlundganglions beginnt." Betrachtet man nun die Fig. 11 der

---

[47]) B. Hatschek, l. c. und ausserdem: Beiträge zur Entwicklungsgesch. und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. der Wiener Akademie. Bd. 74, 1876, I, pag. 443—461.

citirten Abhandlung, auf welche hierbei verwiesen wird, so sieht man nicht eine quergestellte Zellmasse, sondern nur die Hälfte einer solchen, die in der Mitte aufzuhören scheint,[48]) die andere Hälfte ist nicht eingezeichnet. Die Figg. 11—13 von Hatschek deuten vielmehr auf eine bilaterale, als auf eine mediane Anlage der „Scheitelplatte", und diese Vermuthung wird dadurch bestärkt, dass dieser Verfasser auch bei Nephelis (l. c. pag. 85) nur eine „Scheitelplatte" findet, welche aber nach seiner Darstellung nur mit den vereinigten Kopfkeimen („Kopfkeimstreifen" oder „Sinnesplatten" von Semper und Bütschli) identisch sein kann; diese entstehen aber bekanntlich vollkommen bilateral und vereinigen sich erst sehr spät miteinander (was allerdings von Hatschek, der zwar die Arbeiten Semper's und Bütschli's citirt, nicht erwähnt wird). Uebrigens ist die Entwicklung und Ausbildung der „Scheitelplatte", wie es scheint, auch bei Criodrilus von Hatschek nur mittelst seines bekannten optischen Mikrotoms studirt worden, so dass die näheren Anhaltspunkte für den Vergleich hier zu unsicher sind, was um so mehr zu bedauern ist, als die Jungen von Criodrilus für das Studium dieser Verhältnisse viel günstiger als die Embryonen anderer Regenwürmer sind.

Die Arbeit von Kleinenberg ist jedenfalls die sörgfältigste und genaueste von den citirten Darstellungen. Die Weise, in der er die Entstehung der Gewebe und Organe des Kopfes beim Regenwurm beschreibt, ist von den entsprechenden Vorgängen bei Aulastoma sehr verschieden. Nach ihm soll das Mesodermgewebe des Kopfes aus den vor- und aufwärts wachsenden „Keimstreifen" entstehen (die in dieser Region als „Kopfkeimstreifen" bezeichnet werden, und die sich an der Dorsalseite vereinigen). Das Gehirn soll aus dem primitiven Ectoderm als unpaare, dreilappige Verdickung hervorgehen. Und ebenso für die Gebilde des Rumpfes: Die Bauchkette bildet sich aus dem primitiven Ectoderm hervor; das Mesoderm, das vollkommen gesondert vom Nervensystem entsteht, wird theils von den zwei grossen, am Hinterende gelegenen Zellen abgeleitet, theils aber aus Wucherung von Ectodermzellen. Eine primitive Epidermis soll nicht abgeworfen werden.

[48]) Aehnlich wie in den Schnitten von Planorbisembryonen, die Rabl (l. c. Taf. XXXV, Fig. 1, 3, 8—11) abbildet. Dieser Autor zeichnet zwei, spricht im Text aber immer nur von einer „Scheitelplatte".

Die Untersuchungen, die ich selbst in dem letzten Sommer über die Entwicklung der Regenwürmer angestellt habe, haben für die Entwicklung des Rumpfes die Beobachtungen Kleinenberg's wesentlich bestätigt. Die „Keimstreifen" sind hier echte Mesodermstreifen, und das Nervensystem bildet sich ganz unabhängig hiervon im primitiven Ectoderm als zwei seitliche der ventralen Medianlinie entlang liegende Wucherungen.[49]) Die Rumpfkeime der Blutegel sind somit nicht, wie man bisher gewöhnlich angenommen hat, den Mesodermstreifen der Regenwürmer streng homolog; sondern letztere entsprechen einem Theil der in den ersteren enthaltenen Gebilde.

Die Beobachtungen Kleinenberg's über die Entstehung der Gewebe des Kopfes habe ich bis jetzt weder bestimmt bestätigen noch widerlegen können. Die Jungen der Gattung Lumbricus sind für die Erkenntniss dieser Verhältnisse sehr ungünstig, und es wäre wohl an der Zeit, dass Jemand, der sich die Cocons von Criodrilus verschaffen kann, die erwähnten Vorgänge an diesem schönen Objekte genauer studirt, als dies bis jetzt geschehen ist. Stellen sich dabei auch hier die Resultate Kleinenberg's als richtig heraus, so verhalten sich die terricolen Oligochaeten in der erwähnten Hinsicht ähnlich wie Arten, deren Eier mit reichlichem Nahrungsdotter ausgestattet sind, und bei welchen demgemäss viele typische Entwicklungsvorgänge undeutlich hervortreten: die Anlagen des Kopf- und Rumpfmesoderms sind vereinigt, oder die Keimzonen sind nicht scharf abgegrenzt. — In wie fern Kleinenberg's Beobachtung, dass das ursprüngliche Schlundepithel durch einwuchernde Elemente aus den „Kopfkeimstreifen" fast verdrängt und zu einer cuticula-artigen Lamelle verdünnt wird, in wie fern diese Beobachtung sich mit den Befunden bei Aulastoma (und Nephelis) in Einklang bringen lässt, vermag ich nicht zu entscheiden. —

Endlich sei bei dieser Gelegenheit auf die Untersuchungen Hatschek's[50]) über die Entwicklung von Sipunculus hinge-

[49]) Von der von Hatschek angegebenen Betheiligung der medianen Rinne an der Bildung des Nervensystems habe ich keine Spur nachweisen können. Auch die Angaben dieses Verfassers über das Hervorwachsen der „Seitenstränge" aus den seitlichen Theilen der „Scheitelplatte" muss ich in Uebereinstimmung mit Kleinenberg als vollkommen irrthümlich bezeichnen.

[50]) B. Hatschek, Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus. Arbeiten a. d. zool. Institut Wien. Bd. V, 1, 1883.

wiesen. Bei dieser Gattung wird das primitive Ectoderm („seröse Hülle") abgeworfen; indessen bleiben als frühzeitige Einwucherungen aus jenem entstanden eine „Kopfplatte" und „Rumpfplatte" zurück, aus denen sich die ectodermalen Theile des Kopfes resp. des Rumpfes bilden sollen. Das Mesoderm des Kopfes und des Rumpfes soll eine einheitliche (bilaterale) Bildung sein und ausschliesslich von zwei Urmesodermzellen produzirt werden; indessen ist wohl in Anbetracht des dogmatischen Standpunktes, den der genannte Verfasser in dieser Frage einnimmt, vorläufig wenig Gewicht auf diese Angabe zu legen. Hat er doch schon bei Nephelis die Thatsache, dass aus den Kopfkeimen Mesoderm entsteht, gänzlich verkannt.

Résumé und Schluss.

Aus der in dem Vorhergehenden gegebenen Uebersicht lässt sich ein Schema für die typische Entwicklung der Gliederwürmer abstrahiren. Vor allem ist dieses dadurch bestimmt, dass der Körper ganz oder theilweise aus zwei Paaren von Keimen aufgebaut wird, einem vorderen und einem hinteren, die sich histologisch vollkommen gleich verhalten und um den Mund und Darm herum verwachsen. In den am klarsten liegenden Fällen (Nemertinen, Blutegel) sind es vier anfangs gemeinsame, kollektive Bildungen, die die Anlagen für allerlei Gewebe und Organe enthalten, und aus denen sich erst sekundär die definitiven Blätter und Gewebe sondern; in anderen Fällen legen sich gleich Anlagen für Mesoderm und Nervensystem gesondert an. Dieses Schema ist wesentlich für die Formen aufgestellt, deren Eier mit wenig Nahrungsdotter ausgestattet sind; es muss als das typische gelten, weil die Entwicklungsvorgänge, die man in allen Hauptgruppen (bei solchen Formen) beobachtet, sich leicht darauf zurückführen lassen. Am leichtesten scheint die räumliche Trennung des Kopf- und Rumpfmesoderms verwischt zu werden, indem die Keimzonen miteinander verschmelzen; die Trennung von Gehirn und Bauchkette finden wir aber überall, wo genauere Untersuchungen vorliegen, durchgeführt.

Es könnte nun scheinen, als wären durch die hier dargestellten Thatsachen die Blutegel zu den Nemertinen in nähere Verwandtschaftsbeziehung gebracht, und für Diejenigen, die noch an der

Ansicht festhalten, dass die Nemertinen echte Plattwürmer sind, wäre damit der Ansicht, dass die Blutegel zu den Plattwürmern die nächsten verwandtschaftlichen Beziehungen haben, eine neue Stütze gegeben. Es ist dies die alte, bekannte Ansicht von Leuckart, die auch u. A. von Haeckel[51]) wenigstens eine Zeit lang getheilt wurde, und die neuerdings wieder von Lang aufgenommen und modifizirt wurde. Früher brachte man die Blutegel meistens mit den Trematoden zusammen; später wurde es dann versucht, jene zu eigentlichen Turbellarien (Gunda segmentata) in Beziehung zu bringen. Nach den obigen Ergebnissen könnte nun vielleicht Jemand versucht sein, diese Theorie so umzubilden, dass eben die Nemertinen die nächsten Verwandten der Blutegel seien. In der That: Die Uebereinstimmung in der Entwicklungsgeschichte ist eine sehr auffallende (wenn man nicht allein die Furchung und die ersten Stadien der Blätterbildung in unkritischer Weise vergleicht, sondern die Gesammtvorgänge und die Lagebeziehung der Theile in der Larve ins Auge fasst), und auch aus der Anatomie beider Gruppen könnten Aehnlichkeiten angeführt werden.

Indessen die ganze soeben citirte Ansicht von der nahen Verwandtschaft der Blutegel zu irgend einer Gruppe der sogen. Plattwürmer ist ein gründlicher Irrthum, und zu welchen geradezu abschreckenden Ergebnissen sie, wenn durchgeführt, leiten kann, davon liefern das beste Zeugniss die Schlüsse, zu denen Arnold Lang gekommen ist; ausser seiner schon erwähnten Ansicht über die Leibeshöhle sei hier nur seine „Conjectur“ angeführt, dass der Enddarm der Blutegel ein speziell ausgebildetes Exkretionsrohr sei! Die Blutegel sind nach ihrer ganzen Organisation so echte Anneliden wie nur möglich und haben keine nähere Verwandtschaft zu den Plattwürmern, als irgend welche andere Annelidengruppe. Und aus der folgenden Betrachtung geht nun auch hervor, dass die Entwicklungsgeschichte keineswegs zu Gunsten der Leuckart-Lang'schen Theorie spricht, sondern eben zeigt, dass die Nemertinen den einfachsten, die Blutegel den am meisten spezialisirten Entwicklungsmodus besitzen.

---

[51]) E. Haeckel, Generelle Morphologie der Organismen. Bd. II, 1866, pag. LXXX.

Bei den Nemertinen bilden sich typisch alle Gewebe des Thieres mit Ausnahme eines Theils des Darmepithels (und vielleicht der Seitenorgane) aus vier Keimen, die (beim Pilidium) als hohle Einstülpungen des primitiven Ectoderms entstehen und um den Mund herum verwachsen; dabei wird das primitive Ectoderm abgeworfen. Die Zellen, aus denen die Keime entstehen, liegen also hier lange ganz nach aussen und wandern erst spät als eine ansehnliche Anzahl gleichartiger Elemente in die Tiefe. Damit ist eine späte (oder jedenfalls spät sichtbare) Sonderung der verschiedenen Theile in der Larve gegeben. — Anders bei Polychaeten und Oligochaeten. Hier ist jeder der vier Keime gleich von Anfang an in zwei Theile gesondert, sodass jetzt so zu sagen acht Keime entstehen: Zwei Anlagen für Kopfmesoderm, zwei für Rumpfmesoderm, zwei für Kopf- und zwei für Rumpfnervensystem (Lopadorhynchus nach Kleinenberg); dabei können die Keimzonen für Kopf- und Rumpfmesoderm mit einander verschmelzen (Lumbricinen nach den Autoren). Die Keime entstehen denn auch nicht mehr als hohle Einstülpungen, sondern als solide Wucherungen des Ectoderms, womit wahrscheinlich in Verbindung steht, dass ein Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis bei den erwähnten Gruppen entweder wegfällt oder möglicherweise so schwer sichtbar wird, dass er bis jetzt nicht erkannt wurde. Und dazu kommt (wenigstens bei einer grossen Anzahl von Formen) das Auftreten von zwei grossen Zellen, die sich schon während der Furchung sondern und schon während der Gastrulabildung zwischen Ecto- und Entoderm hineingeschoben werden; diese nehmen einen jedenfalls sehr wesentlichen Antheil an der Produktion des Rumpfmesoderms. Hiermit ist eine partielle frühzeitige Sonderung gegeben. — Bei den Blutegeln wird nun diese frühzeitige Sonderung eine totale, wenigstens für die Rumpfkeime;[52]) wie wir gesehen haben, geben die zehn schon während der Furchung auftretenden Zellen den ganzen Rumpfkeimen Ursprung. Damit tritt wieder der Gegensatz zwischen provisorischer und definitiver Epidermis ein, und dadurch sowie durch die sekundäre Vereinigung der Anlagen des definitiven

[52]) Wie es sich in dieser Beziehung mit den Kopfkeimen verhält, wurde bis jetzt nicht ermittelt.

Ecto- und Mesoderms wird eine Aehnlichkeit mit den Nemertinen hergestellt.

Bei den hier gemachten Vergleichen wurden in erster Linie die gegebenen anatomischen Homologieen berücksichtigt; auf das zeitliche Auftreten der Theile in der Larve oder im Embryo wurde nur wenig Gewicht gelegt. Dieses Verfahren steht in scharfem Gegensatz zu der gewöhnlichen modernen Richtung, wonach fast die allergrösste Bedeutung den allerersten Entwicklungsvorgängen der Eier auch für die Vergleichung späterer Erscheinungen beigelegt wird. Will man diese Methode in unserem Falle anwenden, so gerathen die Vergleiche in scharfen Widerspruch mit den Thatsachen; man macht dann eine Schablone, in die man alles, was sich nicht leicht hineinfügt, durch Ignoriren oder Bezweifeln wohlbekannter Thatsachen hineinzwängt, und ein solches Verfahren nennt man dann „vergleichende" Entwicklungsgeschichte, während sie in der That nichts weniger ist, als vergleichend; sie ist nur generalisirend, dogmatisirend und vor allem vollkommen unkritisch. Und rein historisch betrachtet wäre es merkwürdig, ob die Entwicklungsgeschichte nicht in der Kunst des Vergleichens von der Anatomie Unterricht erhalten müsste; denn diese ist viel älter und reicher an Erfahrung als jene.

Kopenhagen, September 1884.

Berichtigungen.

Seite	232,	Zeile	5	von	oben	soll heissen	„letzteren" statt „ersteren".
„	232,	„	7	„	„	„	„ersteren" statt „letzteren".
„	241,	„	1	„	unten	„	„Tom. XL." statt „Tom. XI."
„	260,	„	13	„	oben	„	„homaxone" statt „homogene".

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Buchstabenbezeichnung:

l	Leibeswand.	*z*	grosse Zellen hinter den Rumpfkeimen.
d	Darmwand.	*ec*	primitives Ectoderm.
rk	Rumpfkeime.	*m*	provisorische Muskelzellen.
kk	Kopfkeime.	*ep*	neugebildete Epidermis.
o	Mund.	*mes*	definitives Mesoderm.
gh	Gehirn.	*en*	Entoderm.
swh	Schlundwandhöhle.		
u, u^1, u^2, u^3, u^4	Urnieren.		

Sämmtliche Figuren sind mittelst des Zeiss'schen Zeichenprismas entworfen.

Tafel XII.

Fig. 1a u. b. Sphärische Larve von 0,48 mm Durchm., resp. von der Seite und von der Ventralfläche gesehen. AA Oc. 1. (Zeiss).

" 2. Sphärische Larve von 0,5 mm Durchm., von der Ventralfläche gesehen. AA Oc. 1.

" 3. Ovale Larve von ca. 1 mm Länge, von der Seite gesehen. AA Oc. 1.

" 4. Larve von gegen 3 mm Länge, von der Seite. AA Oc. 1.

" 5. Rumpfkeime und Urnierenanlagen einer Larve von 0,4 mm Durchm., abpräparirt. D Oc. 1.

" 6. Dieselben Theile und der Schlund einer Larve von 0,5 mm Durchm. D Oc. 1.

" 7. Dieselben Theile einer Larve von 0,8 mm Durchm. D Oc. 1.

Figg. 1a u. b, 2, 5, 6, 7 sind nach Osmium-Pikrocarminpräparaten, Figg. 3 und 4 nach ungefärbten, in Sublimat getödteten Larven gezeichnet.

Tafel XIII.

Fig. 8. Hinterer Theil der ventralen Leibeswand (sowie ein kleiner Theil der dorsalen) mit einem kleinen Theil der Rumpfkeime und den drei hinteren Urnierenpaaren, sowie mit der embryonalen Zellmasse, die zu Muskelzellen wird (vergl. den Text). Larve von 2 mm Länge. D Oc. 1.

" 9. Anastomosirende Quermuskelzellen von der Rückenhaut einer Larve von demselben Stadium. F Oc. 1.

" 10. Nervenzellenplexus aus der Region hinter den Rumpfkeimen einer ähnlichen Larve. F Oc. 1.

Fig. 11. Hälfte der ersten rechten Urniere einer $2^1/_4$ mm langen Larve. D Oc. 1.
„ 12. Aus der medialen Parthie der dritten Urniere einer Larve von 4 mm Länge. D Oc. 1.
„ 13. Parthie einer Urniere einer Larve von $6^1/_2$ mm Länge im Begriff der Degeneration. Epidermiskerne und Muskelzellen weggelassen. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

Tafel XIV.

Fig. 14. Mundregion einer Larve von 2 mm Länge. D Oc. 1.
„ 15. Kopfkeime einer Larve von $1^1/_4$ mm Länge, noch nicht ganz verwachsen. F Oc. 1.
„ 16. Weiter entwickelte Kopfkeime mit darin gesondertem Gehirn einer Larve von 4 mm Länge. D Oc. 1.
„ 17. Querschnitt durch den vorderen Theil des Schlundkopfes einer Larve vom Stadium Fig. 14. D Oc. 1.
„ 18. Vertikaler Längsschnitt neben der Medianlinie durch den vorderen Theil einer Larve, wenig älter als Fig. 3. D Oc. 1.
„ 19a, b, c. Theile von drei Schnitten aus einer vertikalen Längsschnittserie von einer $4^1/_2$ mm langen Larve. a. ist der Medianschnitt, b. der erste, c. der dritte Schnitt nach links. D Oc. 1.
„ 20. Vertikaler Längsschnitt von einer Larve von 5 mm Länge. D Oc. 1.
„ 21. Querschnitt durch den neugebildeten und den in Rückbildung begriffenen alten Schlund einer Larve von $5^1/_2$ mm Länge. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

Tafel XV.

Fig. 22. Querschnitt durch die Rückenregion einer $1^3/_4$ mm langen Larve. F Oc. 1.
„ 23a u. b. Querschnitte durch eine (künftige) ganglionäre, resp. kommissurale Region der Rumpfkeime derselben Larve. F Oc. 1.
„ 24a, b, c. Theile von Querschnitten aus einer Serie von einer Larve von $3^3/_4$ mm Länge. F Oc. 1.
„ 25. Vertikaler Längsschnitt durch die Rumpfkeime einer ähnlichen Larve. F Oc. 1. *n* ventrale Grenze der Bauchkette.
„ 26. Aus einem Querschnitt durch die Rumpfkeime einer Larve wenig länger als 4 mm. F Oc. 1.
„ 27. Vertikaler Längsschnitt durch die Kopfkeime aus derselben Serie wie Fig. 25. F Oc. 1.
„ 28. Flächenpräparat vom Entoderm einer Larve von $2^1/_2$ mm Länge. D Oc. 1.
„ 29. Querschnitt durch den hinteren Theil des Mitteldarms und einen seiner Divertikel eines jungen Blutegels, der noch nicht den Cocon verlassen hatte. D Oc. 1.

Alle Figuren nach Sublimat-Pikrocarminpräparaten.

Ueber die Entwicklungsgeschichte von Epicrium glutinosum.

Von

P. B. und C. F. SARASIN.

Peradenia, 1. August 1884.

Hochgeehrter Herr Professor!

Da Sie in Ihrem letzten Briefe den Wunsch aussprachen, von unserer Thätigkeit in Ceylon etwas zu vernehmen, machen wir uns ein Vergnügen daraus, Ihnen einiges darüber mitzutheilen. Die erste Aufgabe, die wir uns gestellt hatten, war die Entwicklungsgeschichte von Epicrium glutinosum. Einer Rechtfertigung der Gründe, die uns zu dieser Wahl bewogen, bedarf es wohl nicht, da jedes zoologische Handbuch genugsam darüber belehrt, wie wenig erkannt die Stellung der Gymnophionen im System immer noch ist.

In der knappen Form eines Briefes werden Sie keine weitläufigen Auseinandersetzungen über feinere anatomisch-histologische Verhältnisse erwarten, und so sei es uns denn gestattet, bloss über die äusseren Erscheinungen in der Entwicklungsgeschichte unseres Thieres zu berichten. Doch werfen schon diese allein, so denken wir, bedeutsames Licht auf die Verwandtschaft von Epicrium und mithin der gesammten Gymnophionen-Gruppe zu den übrigen Gliedern der Amphibien-Klasse. Alles Genauere soll später in einer ausführlichen Arbeit beschrieben und durch Tafeln erläutert werden.

Wie Sie wissen, haben wir für's Erste eine Wohnung in Peradenia gewählt, etwa zwanzig Minuten entfernt von dem berühmten

botanischen Garten, höher gelegen als dieser und mit freiem Ausblick in das grüne Thal, durch welches der stattliche Mahawelli Ganga strömt. Die Lage unseres Hauses wäre wohl eine recht hübsche zu nennen, wenn nicht gerade vor uns eine Thee- und Kaffee-Plantage sich ausdehnte, und daher nicht überall der röthliche, seiner Vegetation beraubte Boden zu Tage träte. Doch auch dieses Uebel hat für uns sein Gutes; denn die zahlreichen Malabaren, die als Kulis in der Pflanzung arbeiten, sind eifrigste Thiersammler und geben sich viele Mühe, durch Verkauf von Seltenheiten ihren kleinen Taglohn zu vermehren. Dies ist denn auch einer der Hauptgründe, warum unsere zoologische Sammlung rasch anwuchs, und wir auch schon in den Besitz seltener Säugethier- und Reptilien-Embryonen gelangt sind, unter deren Zahl diejenigen von Presbytes, Stenops, Manis, Tragulus, Stylocerus, der drei Giftschlangen Daboia, Trimerisurus und Hypnale und der interessanten Rhinophiden hier erwähnt sein mögen.

Durch die genannte Plantage nun fliesst ein kleiner Bach dem Mahawelli Ganga zu, und bald zeigte sich zu unserer nicht geringen Freude, dass an einer Stelle, wo die Bachufer flach und feucht waren, zahlreiche Epicrien den grasbewachsenen Boden durchwühlten. Die Kulis, von uns auf dieses Thier aufmerksam gemacht, verschafften uns täglich mehrere, ja manchmal bis 70 Exemplare, die sie durch Nachgraben etwa ein Fuss oder nur wenig tiefer in der Erde gefunden hatten.

Unsere Hoffnung, in kurzer Zeit die verschiedenen Entwicklungsstadien von Epicrium zu erhalten, wurde nicht wenig gestärkt, als uns nach einigen Wochen aus dem kleinen Bach und ebenso aus dem Mahawelli in beträchtlicher Zahl die aalartigen Larven des Thieres zugetragen wurden. Dieselben besitzen, wie schon Joh. Müller wusste, jederseits ein Kiemenloch; den Schwanz umgibt ein Flossensaum; die Augen, welche beim erwachsenen Thiere nicht sofort zu sehen sind, treten recht deutlich hervor, während andererseits die sonderbaren Fühler des Landthieres der Larve noch fehlen. An den Larven, die wir zur Beobachtung in Aquarien lebend hielten, bemerkten wir, dass sie Wasser einschluckten und dasselbe dann wieder durch die Kiemenlöcher ausströmen liessen; von Zeit zu Zeit stiegen sie zur Oberfläche des Wassers empor, um Luft einzuziehen. Die anatomische Untersuchung ergab, dass Lungen schon vorhanden

waren. Der Kiemenkorb scheint auf den ersten Blick nur aus vier Bogen zu bestehen; doch ist ein kleiner fünfter Bogen als Anhang des vierten namentlich bei jungen Larven deutlich zu sehen; bei älteren wird derselbe schwächer, und beim Landthier ist schon die Lupe zu seiner Erkennung nöthig. Die Haut der Larven ist reich an den charakteristischen Sinnesorganen, die wir von der Haut der Fische und der im Wasser lebenden Amphibien und ihrer Larven kennen. Ihre Vertheilung und ihr histologischer Bau entspricht im Grossen und Ganzen dem Bekannten. Weiteres dann in unserer definitiven Arbeit.

Fussend auf die Beobachtung von Peters, dass die amerikanische Coecilia compressicauda lebendige Junge zur Welt bringe, zweifelten wir nicht daran, dass auch Epicrium vivipar sei und begannen daher, sämmtliche Thiere, die man uns zutrug, aufzuschneiden. Vom Januar bis zu Ende März öffneten wir über tausend ausgewachsene Thiere, allein ohne das ersehnte Resultat. Obschon in vielen Weibchen die beiderseitigen Ovarien eine Anzahl Eier enthielten, die wir ihrer Grösse nach als reif oder nahezu reif ansehen durften, fiel uns dennoch kein einziges Exemplar in die Hände, bei welchem die Eier schon in die Oviducte übergetreten wären oder sich gar schon zu Embryonen entwickelt hätten. Da nun aber die drei ersten Monate des Jahres im Südwesten von Ceylon, also auch hier in Peradenia, die trockensten sind, so schien es uns mehr als wahrscheinlich, dass das ungünstige Resultat, welches wir erzielt hatten, auf Rechnung der mangelnden Feuchtigkeit zu setzen ist. Gegen Ende April kündigte sich der Südwest-Monsun durch äusserst heftige Regengüsse an und liess uns für unsere Arbeit das Beste hoffen, aber gleichwohl änderte sich die Sache nicht, obschon wiederum im Lauf der Tage gegen tausend Exemplare geopfert worden waren. So sahen wir uns denn genöthigt, einen anderen Weg einzuschlagen: Wir liessen im anliegenden Garten eine Grube ausmauern, einen Meter tief, zwei lang und einen breit, brachten in derselben ein geräumiges Wasserbassin mit regelmässigem Zu- und Abfluss an, füllten die Grube mit Erde und setzten etwa zweihundert Epicrien hinein, um sie von nun an planmässig zu züchten. Für reichliches und geeignetes Futter wurde täglich gesorgt, indem wir alle die Thiere, deren Reste wir im Darme von Epicrien vorgefunden hatten, so vor Allem Typhlopiden, kleine Rhinophiden und

Regenwürmer stets in Menge reichten. Wir hofften auf diese Weise sicher zu unserem Ziele zu gelangen; denn nach den bis jetzt gewonnenen Erfahrungen glaubten wir nicht anders, als dass die Thiere, sobald sie trächtig geworden, sich entweder sehr tief in den Boden hineinwühlen oder nahgelegenes Wasser aufsuchen würden. Diese letztere Vermuthung fiel jedoch dahin, als wir an den gefangenen Exemplaren zu unserem grössten Erstaunen bemerkten, dass sie das Wasser ungemein scheuten, ja sogar darin sich selbst überlassen ziemlich rasch ertranken.

Nach Verlauf von etwa vier Wochen schritten wir zur Durchsuchung unserer Grube. Zuerst wurde das Wasser, dann die Erde nach etwa abgelegten Eiern durchforscht, allein ebenso erfolglos, als wir dies so oft an den Plätzen, an denen die Thiere im Freien sich aufhielten, gethan hatten. Zuletzt wurden die gefangenen Thiere geöffnet, und da fanden sich unter all den zweihunderten endlich zwei, deren Eier in die Oviducte übergetreten waren. Bei beiden waren die Eier in den ersten Entwicklungsstadien, die Furchung noch nicht ganz zu Ende. Einige andere Weibchen mussten eben begattet worden sein; denn es fanden sich in den unteren Enden ihrer Eileiter noch zahlreiche, lebhaft sich bewegende Samenfäden.

Gestatten Sie uns hier, einige Bemerkungen einzuschieben über die Eier von Epicrium. Während wir dieselben bei diesem Thiere etwa von dem Aussehen erwarteten, wie wir es vom Frosch oder von Tritonen kennen, war es überraschend genug, statt dessen im reifen Weibchen Eierstockseier zu finden, die ganz und gar an diejenigen von Reptilien erinnerten. Dieselben sind von ovaler Form und auffallender Grösse: der längste Durchmesser beträgt ca. 9, der kleinere ca. 6,5 mm, das Gewicht eines reifen Eies durchschnittlich 0,23 Gramm. Ein mächtiger strohgelber Dotter trägt eine runde, weissliche Keimscheibe, in deren Mitte das dunklere Keimbläschen erkennbar ist. Im Dotter unterhalb der feinkörnigen Keimschicht zeigte sich bei einem auf Schnitten untersuchten Ei eine ähnlich angeordnete Bildung wie die sogen. latebra und ihr Stiel im Vogelei, indem ein Zug feiner Substanz von der Keimscheibe aus der Mitte des Eies zustrebt und hier eine grössere rundliche Anhäufung bildet, welche von dem umgebenden grobkörnigen Dotter deutlich sich abhebt. Die Körner des letzteren sind meist oval, andere dagegen von runder Gestalt; vom Deckglas gedrückt bersten sie auf eine

eigenthümliche Weise, welche auf das Vorhandensein einer festeren Hülle hindeutet.

Die geschlechtsreifen Weibchen besassen durchschnittlich jederseits im langgestreckten Ovar neben zahlreichen stecknadelkopfgrossen Eichen dreizehn reife Eier; ebenso viele fanden sich in den Eileitern der trächtigen Thiere. Wie nun die schweren Eier, wenn sie vom Ovar sich ablösen, in die weit vor dem vorderen Ende der Eierstöcke liegenden Tuben der Müller'schen Gänge gelangen mögen, glückte uns nicht, zu verfolgen; die Peristaltik der muskulösen Körperwand mag wohl die Hauptrolle dabei spielen; an eine Betheiligung der Wimperung in der Leibeshöhle ist bei der Grösse und dem Gewicht der Eier gar nicht zu denken. In die Oviducte gelangt, werden die Eier von reichlichem Eiweiss umhüllt, und zwar so, dass eine zähe Schicht jedes Ei umgibt und an den zwei Eipolen sich zu einem meist spiralig gewundenen Strange auszieht. Durch diese Chalazen ähnlichen Bildungen hängen nun sämmtliche Eier jedes Oviductes zusammen wie Perlen an einer Schnur aufgereiht.

Dieser Eierfund in den Oviducten konnte natürlich unsere Zweifel immer noch nicht lösen; nach wie vor blieb die Frage eine offene, ob das Thier lebendige Junge zur Welt bringe oder aber an bis jetzt noch unentdeckte Orte seine Eierschnüre ablege. Endlich am 27. Juni brachte uns ein Kuli ein Klümpchen Eier, die wir sofort zu unserer freudigsten Ueberraschung als die Eier unseres Epicriums erkannten. Der glückliche Finder hatte sie aus der Erde gegraben am Ufer eines kleinen Bergbaches, etwa 1000 Fuss höher als unser Haus gelegen und ungefähr 2400 Fuss über dem Meeresspiegel. Die Eier waren noch ausserordentlich jung, die meisten nur eben in dem Stadium der Kupffer'schen Gastrula, einige um etwas weniges weiter entwickelt.

Damit war es denn entschieden: Epicrium legt im Gegensatz zu seinem amerikanischen Verwandten die Eier in die Erde ab und zwar schon ganz im Beginne ihrer Entwicklung.

Sämmtliche Eier waren auf zierliche Weise zu einem Klümpchen verbunden; die von den Eipolen ausgehenden Chalazen waren nämlich alle nach der Mitte des Klümpchens zusammengebogen und hier zu einem zähen Knäuel verwickelt. Wie das Thier es anfängt, um die Schnüre der beiden Eileiter zu verbinden, ist uns natürlich unbekannt geblieben.

Einige der Eier wurden sofort conservirt; dem Rest des Klümpchens hingegen suchten wir die entsprechenden Lebensbedingungen zu bereiten, in der Hoffnung, auf diese Weise die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien zu erhalten. Doch auch diese Erwartung erfüllte sich nicht; trotz aller Vorsicht entwickelten sich die Eier nicht weiter, sondern bedeckten sich mit Schimmelpilzen und gingen rasch zu Grunde. Die Ursache dieses Unfalls kam zu Tage, als wir mit vielen Arbeitern die Stelle von Neuem durcharbeiten liessen, an welcher der erste Eihaufen gefunden worden war. Etwa drei Meter vom Ufer des kleinen Baches entfernt, und wenig unter der Oberfläche, wurde in feuchter Erde ein zweiter Eierhaufen entdeckt, und dabei ergab sich das auffallende Verhältniss, dass das Mutterthier selbst die Brutpflege der Eier übernimmt. Um den Eihaufen herumgeschlungen lag die Mutter in einer kleinen Erdhöhle, die sie wohl selbst gegraben hatte. Auf diese Weise hält sie vermuthlich die Eier in gleichmässiger Feuchtigkeit; sie schützt dieselben einerseits vor allzugrosser Nässe und andererseits vor der in den Tropen so drohenden Gefahr der Austrocknung und wohl auch vor den zahlreichen Feinden, deren gefährlichste die vielen Grundschlangen sein mögen. Das Brutgeschäft scheint die Mutter sehr zu ermüden; aus der Erde genommen bewegte sie sich nur langsam und unbeholfen.

Dieser zweite Klumpen enthielt eine schon weit entwickelte Brut; auch waren die Eier etwa um das Doppelte grösser, als die jüngeren des letzten Fundes gewesen waren, vermuthlich weil sie mit der Weiterentwicklung des Embryos reichlich Wasser aufgenommen hatten.

Die etwa 4 cm langen Embryonen bewegten sich lebhaft in der Eischale, und zierlich und überraschend zugleich war das Schauspiel, das wir nun zu sehen bekamen. Jederseits hinter dem Kopfe an der Kiemenöffnung entspringt bei den Embryonen dieses Alters ein Büschel von drei, wie Straussenfedern gebauter, blutrother äusserer Kiemen, die in der Eiflüssigkeit beständig hin und wider spielten. Die drei Federn sind von verschiedener Länge; in Chromsäure entfaltet schaute die längste, etwa 2 cm messend, nach hinten, die zweitlängste nach vorne und die kürzeste, nur ca. 9 mm lange nach oben. Den kurzen aber recht deutlichen Schwanz umläuft ein starker Flossensaum; das Auge erscheint verhältnissmässig sehr gross

und deutlich; Haut-Sinnesorgane sind mit der Lupe als weisse Punkte zu erkennen; die Färbung des Körpers ist graublau, am Bauche heller und längs der Rückenmarkslinie hin läuft ein schwarzer Streif. Die beiden schönen gelben Bänder, die den Leib des ausgewachsenen Thieres schmücken, fehlen den Embryonen noch; an den Larven sind sie nur als blassere Streifen auf dem grauen Grunde erkennbar.

Die Kiemen der Embryonen entwickeln sich schon sehr frühe, denn zwei weitere in derselben Gegend und unter denselben Verhältnissen gefundene Eihaufen zeigten Embryonen, deren Kiemen schon eine beträchtliche Länge erreicht hatten, während der Kopf noch in seiner Bildung weit zurück war. Einen schönen Anblick gewährt der den Embryonen anhaftende, von rothen Blutgefässen reichlich umsponnene gelbe Dotter; es erinnert dieses Bild ganz und gar an das bei Vögeln und Reptilien Bekannte.

Allem zufolge, was wir nun wissen, werfen die Embryonen ihre äusseren Kiemen ab, wandern in den nächstgelegenen Bach und bringen dort ihre freie Larvenzeit zu. Sie wachsen im Wasser bis zu etwa 16 cm Länge oder auch nicht ganz so weit heran, verlieren dann ihre Kiemenlöcher und die kleine Schwanzflosse, verändern den Bau ihrer Haut, wie dies von anderen Amphibien bekannt ist, und werden schliesslich aus Wasserthieren zu ächten, das Wasser scheuenden Landbewohnern.

Was nun endlich die Stellung der Gymnophionen im System betrifft, so dürfte sich wohl aus dem eben geschilderten Entwicklungsgange ohne Weiteres ergeben, dass sie zu den Urodelen zu rechnen oder ihnen wenigstens ganz nahe zu stellen sind. Wie diese besitzen sie als Embryonen äussere Kiemen, als Embryonen sind sie also im Perennibranchiaten-Stadium, als Larven werden sie derotrem und endlich als ausgewachsene Landthiere entsprechen sie den Salamandrinen. Ein Schwanzende ist auch beim ausgewachsenen Epicrium deutlich zu sehen.

Schon bevor wir die Entwicklung kannten, hatte uns eine Anzahl anatomischer Befunde auf diese Verwandtschaft hingewiesen: ich erwähne hier bloss deren zwei, erstlich den undulirenden Schwanzsaum der Spermatozoen, der seine Analogieen vorwiegend bei Urodelen findet, und ferner die Anwesenheit eines vierten Arterien-Bogens im Gefässsystem des ausgewachsenen Thieres. Lateral von der jederseitigen Aorta ascendens nämlich läuft die Lungen-Arterie

ein Stück weit nach vorn und wendet sich dann spitzwinkelig nach hinten. An dieser Umbiegungsstelle nun geht als Verlängerung der aufsteigenden Lungen-Arterie ein Ast, ein ductus Botalli, zum anliegenden Aortenbogen, welch' letzterer nach Abgabe der Carotiden sich nach hinten wendet, um dorsal vom Herzen mit demjenigen der anderen Seite zur absteigenden Aorta zusammenzufliessen. Dieses Verhältniss findet seine nächste Analogie bei Salamandra maculosa.

Mit diesem Hinweise auf die Verwandtschaft lassen Sie uns diesen kurzen Bericht abschliessen. Wir gedenken nun bald dieses Thema, welchem wir unsere erste Zeit hier vorwiegend gewidmet haben, zu verlassen, und am reichlich conservirten Material die begonnene Arbeit später zum Abschluss zu bringen. Wir haben noch mehrere Aufgaben ins Auge gefasst, von welchen Sie, wenn wir Glück haben, zu seiner Zeit Weiteres erfahren sollen. —

Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella.

Von

Dr. WALTER VOIGT.

Mit Tafel XVI—XVIII.

Die nachfolgenden, unter Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Professor Semper, vorgenommenen Untersuchungen wurden bereits im Herbste 1883 abgeschlossen; eine längere, mit einem Augenleiden verbundene Kränklichkeit hat mich jedoch bisher verhindert, die Arbeit für den Druck fertig zu stellen. Bei der Herausgabe des Textes ist darauf Bedacht genommen worden, auch über die erst im letzten Jahre erschienenen, auf den von mir behandelten Gegenstand Bezug habenden Arbeiten die nötigen Angaben an den geeigneten Stellen nachzutragen.

Zur Untersuchung wurden die verschiedenen an unserem Flusskrebs vorkommenden Varietäten von Branchiobdella benutzt. Da sich diese Tiere ohne Unterbrechung das ganze Jahr hindurch fortpflanzen, so ist man, selbst mit den an frischem Material anzustellenden Beobachtungen, an keine bestimmte Jahreszeit gebunden und braucht bloss dafür zu sorgen, eine genügende Anzahl von Krebsen in geeigneten Bassins vorrätig zu halten, um auch im Winter immer lebende Branchiobdellen, erwachsene wie junge, zur Hand zu haben.

Lage und Bau von Eierstock und Hoden.

Die Fortpflanzungsorgane von Branchiobdella sind nach dem Typus derjenigen der Oligochaeten gebaut. Die beiden Eierstöcke[1]) befinden sich im achten Segment und fallen schon am lebenden, ziemlich durchsichtigen Tiere durch ihre weissliche Färbung leicht in die Augen. Jeder besteht aus einer kompakten Zellmasse, welche durch einen muskulösen Stiel seitlich in dem durch das Dissepiment 7/8 und die Leibeswand gebildeten Winkel befestigt ist; und zwar liegen die Anheftungsstellen mehr nach der Bauchseite des Tieres zu, sodass eine Verbindungslinie derselben zwischen Nervenstrang und Darm hindurchführen würde. Die gleichfalls paarigen Hoden, welche besonders bei erwachsenen Branchiobdellen sich nur mit Mühe auffinden lassen, sind in sechsten Segment an der den Eierstöcken entsprechenden Stelle im Winkel zwischen Dissepiment 5/6 und Leibeswand angeheftet.[2]) Der Stiel, an welchem sie sitzen, entbehrt der Muskeln.

Hoden und Eierstock haben beim eben aus dem Cocon geschlüpften Tier gleiche Grösse und bestehen im frühesten von mir gefundenen Stadium aus einer Gruppe von etwa 8 bis 12 Zellen. Fig. 1 der Taf. XVI stellt ein Stück eines seitlich von der Mittelebene geführten Sagittalschnittes dar, durch welchen die beiden Geschlechtsorgane getroffen sind; *h* ist der Hoden, *e* der Eierstock.

An lebenden Branchiobdellen macht es einige Schwierigkeiten, diese ganz frühen Entwicklungsstadien der Geschlechtsorgane zu Gesicht zu bekommen. Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit auseinandergesetzt habe[3]), besitzen die jungen Exemplare derjenigen Varietäten von Branchiobdella, welche eine beträchtlichere Körpergrösse erreichen, nämlich B. astaci und B. parasita, beim Auskriechen aus dem Cocon nicht so weit entwickelte Geschlechts-

---

[1]) Keferstein, Anatomische Bemerkungen über Branchiobdella parasita. Archiv für Anatomie u. s. w. von Reichert und Du Bois-Reymond. 1863, pag. 519. — Dorner, Ueber die Gattung Branchiobdella Odier. Zeitschr. für wiss. Zoologie, XV, 1865, pag. 490. — Ludwig, Ueber die Eibildung im Tierreich. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, I. 1874, pag. 345.

[2]) Dorner, l. c. pag. 484.

[3]) Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut in Würzburg, VII, 1884, pag. 65.

organe als die der kleineren Varietäten, B. hexodonta und B. pentodonta; aber gerade bei ersteren sind meist alle Zellen des Körpers noch reichlich mit Dotterkörnchen erfüllt, welche denselben so undurchsichtig machen, dass von einer genaueren Untersuchung der inneren Organe an lebenden Tieren keine Rede sein kann. Man muss sich daher die Mühe nicht verdriessen lassen, so lange zu suchen, bis man zufällig ein durchsichtiges Exemplar einer der grösseren Varietäten findet, bei dem die Dotterkügelchen bereits verschwunden sind, oder von den kleineren ein solches, bei welchem ausnahmsweise die Geschlechtsorgane noch nicht so weit ausgebildet sind. Für das Studium des Eierstockes, welcher längere Zeit sein ursprüngliches Aussehen bewahrt, ist dies allerdings weniger erforderlich, als für die Untersuchung des Hodens, an dem schon frühzeitig wichtige Veränderungen eintreten. Da Hoden und Eierstock mehr nach der Bauchseite zu angeheftet sind, so bekommt man sie am bequemsten zur Ansicht, wenn man die jungen Branchiobdellen zunächst auf das Deckgläschen setzt, wo sie sich mit ihrem Saugnapf anheften, sodass sie hernach mit ihrem Rücken auf den Objektträger zu liegen kommen.

Fig. 2 stellt einen ganz jungen Eierstock dar, welcher nach dem lebenden Tier bei 600facher Vergrösserung gezeichnet wurde; Fig. 3 zeigt einen solchen nach Färbung mit Pikrocarmin aus einer Querschnittserie bei 200facher Vergrösserung. Der Stiel des Eierstockes wird von zwei Muskelzellen gebildet, deren Kerne an der Stelle liegen, wo der Stiel sich an Dissepiment und Leibeswand anheftet (Fig. 3, *m*). Das Peritonaeum, welches den ganzen Eierstock überzieht (Fig. 2, *p*), umhüllt die Muskeln in Gestalt einer nur lose anliegenden Scheide (p_1), welche sich bei den Kontraktionen des Stieles in zahlreiche Falten legt. Wenn man das junge Tier einige Zeit unter dem Mikroskop beobachtet, kann man sehen, wie durch diese ziemlich schnell und jedenfalls willkürlich erfolgenden Kontraktionen der Eierstock hin und wieder nach seiner Anheftungsstelle zu herangezogen wird.

Entwicklung des Eierstockes.

Schon im frischen Zustande sind auch an ganz jungen Eierstöcken unter günstigen Umständen deutliche Zellgrenzen wahrzu-

nehmen. Nach Färbung mit Grenachers Alauncarmin[4]) fand ich sie auf Schnitten von etwa 0,01 mm Dicke im Innern gleichfalls aus deutlich abgegrenzten Zellen zusammengesetzt (Fig. 3). Die Kerne haben in diesem ersten Stadium alle das gleiche Aussehen, meist zeigen sie auffallend unregelmässige Konturen, Vorwölbungen, welche an die maulbeerförmige Kernteilung erinnern, wie sie für die Spermatogonien von Wirbeltieren[5]) und Mollusken[6]) beschrieben worden ist (Fig. 27, *mk*). Wir wollen jedoch vorläufig nicht näher hierauf eingehen, bis wir erst die entsprechenden Bildungen am Hoden der Branchiobdella kennen gelernt haben. Eine wirkliche Kernteilung ist an diesen Schnitten (Fig. 3) nicht wahrzunehmen, Im nächsten Stadium aber (Fig. 4), bei nur wenig älteren Tieren, tritt dieselbe am distalen Ende des Eierstockes in lebhaftester Weise ein, und zwar findet nicht etwa ein direkter Zerfall des Kernes in einzelne Teilstücke statt, sondern es zeigen sich die deutlichsten Bilder der Fadenmetamorphose (Karyomitose, Flemming). Die maulbeerförmigen Kerne (Fig. 4, obere Hälfte) füllen fast die ganze Zelle aus, das Zellprotoplasma ist körnig, während das der in Teilung begriffenen Zellen (untere Hälfte der Fig. 4) durchsichtig ist und die dunkle Chromatinsubstanz des Kernes einen geringeren Raum einnimmt, sodass die Teilungsregion sich scharf von dem Rest des Eierstockes abhebt.

Eine solche lebhafte Zellenvermehrung findet auch noch am Eierstock erwachsener Tiere statt und zwar in der Weise, dass sie nicht auf einen bestimmten Bezirk beschränkt ist, sondern schubweise bald hier, bald dort an einzelnen grösseren Abschnitten auftritt, wo dann bis in die Tiefe hinein die meisten Kerne in Teilung begriffen sind, während andere Abschnitte fast ausschliesslich ruhende Kerne aufweisen. Die nicht in Teilung begriffenen Kerne sind im Eierstocke der heranwachsenden Branchiobdellen nicht mehr maulbeerförmig, sondern kugelig und haben ein deutliches Kernkörper-

---

[4]) Archiv für mikroskopische Anatomie, XVI, 1879, pag. 465.

[5]) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper, Arch. f. mikr. Anat., XII, 1876, pag. 801. — Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880, pag. 8 des Separatabzuges.

[6]) Max v. Brunn, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 1884, pag. 447.

chen. Die Mehrzahl der sich teilenden Kerne findet man auf den Schnitten im Stadium der Knäuelform, welches nach Flemming [7]) bei lebenden Zellen den langsamsten Verlauf hat, während die anderen Stadien schneller vorübergehen und deshalb an konservierten Präparaten seltener zur Ansicht kommen.

Was nun die Bildung der Eier betrifft, so ist es überflüssig, hier näher darauf einzugehen, nachdem schon durch Ludwig in seiner preisgekrönten Schrift über die Eibildung im Tierreich [8]) eine Darstellung derselben gegeben ist, die ich durchaus bestätigen kann. Die Entwicklung der Eier besteht in einfacher Weise darin, dass einzelne an der Oberfläche des Eierstockes liegende Zellen anfangen, sehr bedeutend an Grösse zuzunehmen (Fig. 5, *ei*) und sich endlich von ihm ablösen, um später durch einen der beiden, die Bauchwand der Branchiobdella durchbrechenden Genitalspalten (Eispalten, Dorner) nach aussen befördert zu werden. Ich verweise also auf die ausführliche Beschreibung Ludwigs, S. 345 u. fgde. des oben citierten Werkes.

Nur in Bezug auf die Struktur des Eierstockes bin ich, wie wir gesehen haben, zu einem abweichenden Resultate gekommen. Nach Ludwig sind die kleinsten Zellchen, welche nach der Mitte des Organs hin liegen, auf keine erkennbare Weise von einander gesondert; ihre Kerne sind eingebettet in eine blasse, sehr fein granulierte Substanz und erst gegen die Peripherie des Eierstockes hin sondert sich diese um die einzelnen Keimbläschen zu äusserst zart konturierten Zellen (l. c., Taf. XIII, Fig. 6). Ich fand auf Schnitten durch den reifen Eierstock (Fig. 5), dass auch die im Innern befindlichen Zellen deutliche Grenzen besitzen und konnte einen Unterschied in ihrer Grösse (abgesehen natürlich von denen, welche anfangen, sich zu Eiern auszubilden) nur in so fern nachweisen, als an den Stellen, wo lebhafte Teilung stattfindet, die Kerne kleiner sind, etwa 0,006 mm gross, während die anderen etwa 0,010 mm messen; und dass also auch die zu ersteren gehörigen Zellen gegen die übrigen etwas an Grösse zurückstehen. An ganz jungen Eierstöcken sind die entsprechenden Masse 0,004 und 0,007 mm. Auch

[7]) Flemming, Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat., XXIV, 1884, pag. 79.

[8]) Siehe Anmerkung 1.

hier finden sich deutliche Zellgrenzen (Fig. 3) und nicht ein kernhaltiges Protoplasma.

Das Vorkommen eigentümlicher degenerierter Zellen im Inneren des Eierstockes, welche etwa die Täuschung veranlassen könnten, als ob wirklich dort eine protoplasmatische Grundsubstanz vorhanden wäre (Fig. 6), soll später im Zusammenhaug mit anderen dahin gehörigen Erscheinungen besprochen werden.

Für die Ernährung der Eier wird durch ein Paar frei von dem Rücken- nach dem Bauchstamm verlaufende Gefässschlingen gesorgt, welche in den übrigen Körpersegmenten, mit Ausnahme des ersten, fehlen. Da bei Branchiobdella, ebenso wie bei anderen Oligochaeten, die sonst den ganzen Darm überziehenden Chloragenzellen allein im Eierstocksegment fehlen, so wird dieser Umstand auch mit dem Bedürfnis einer lebhaften Ernährung der Eizellen in Zusammenhang zu bringen sein, denn durch die Abwesenheit der Chloragenzellen wird eine direkte Berührung der heranwachsenden Eier mit dem Gefässsinus, welcher den ganzen Darm umgiebt, ermöglicht, sodass eine ausgiebigere Aufnahme von Nährflüssigkeit stattfinden kann. In der That lässt sich auch oft an Schnitten ein Uebertritt der Chylusflüssigkeit aus dem Darmsinus und den Gefässschlingen in die Eier konstatieren, indem da, wo die letzteren mit den Gefässen in Berührung stehen, ihr Protoplasma bis in eine gewisse Tiefe hinein dunkler gefärbt ist und hier spärlicher Dotterkügelchen enthält, welche durch die zwischen sie eingedrungene Flüssigkeit von einander entfernt wurden.

Da die Dottermembran sehr zart ist, so nehmen die Eier durch den Druck, welchen die sie umgebenden Organe und sie selbst gegenseitig auf einander ausüben, die unregelmässigsten Formen an. Diese Nachgiebigkeit der Membran sowohl wie des Inhaltes erklärt auch, wie es möglich ist, dass die reifen Eier durch die verhältnismässig sehr engen weiblichen Genitalspalten austreten können. Ich sah zweimal, wie durch den Druck des Deckgläschens bei halb erwachsenen, aber geschlechtsreifen Branchiobdellen ein Ei durch den Genitalspalt hervorgetrieben wurde (Fig. 12). Der herausgetretene Teil desselben rundete sich ab; an der im Genitalspalt befindlichen eingeschnürten Stelle des Eies sah man die einzelnen Dotterkörnchen bei stärkerer Vergrösserung mit ziemlicher Geschwindigkeit von innen nach aussen hindurchströmen. Sicher geschieht der Austritt der Eier, wenn das

Tier sie freiwillig ablegt, auf die gleiche Weise, indem sie durch die Kontraktion der Leibesmuskulatur durch den Genitalspalt hinausgepresst werden. Bei Enchytraeus humicultor bewirkte Vejdovsky[9]) das Austreten der Eier, indem er das Tier in Wasser warf, welchem etwas Osmiumsäure zugesetzt worden war. Er fand sie dann bei dem getöteten Wurm noch zum Teil in der Genitalöffnung steckend.

Entwicklung der männlichen Geschlechtsprodukte.

Untersuchungsmethoden. Bevor ich zur Darstellung der Spermatogenese von Branchiobdella schreite, will ich kurz auf einige Verhältnisse aufmerksam machen, welche mir gerade diesen Wurm als ein sehr günstiges Objekt für das Studium der Samenentwicklung erscheinen liessen und welche mich hauptsächlich veranlasst haben, die Untersuchung anzustellen.

Ein grosser Vorteil bietet sich erstens einmal darin, dass die Ausbildung der Samenkörper auf keine bestimmte Jahreszeit beschränkt ist, sondern dass man stets im Hodensegment der erwachsenen Tiere alle Entwicklungsstadien von den einfachen Geschlechtszellen an bis zu den ausgebildeten Spermatosomen antrifft. Zugleich hat man auch, da das Fortpflanzungsgeschäft natürlich ebensowenig eine Unterbrechung erleitet, fortwährend junge Tiere zur Verfügung, sodass man die Reihenfolge, in welcher die bei erwachsenen Exemplaren gefundenen Entwicklungsstadien nach einander auftreten, jederzeit ohne Schwierigkeit feststellen kann, indem man den Inhalt des Hodensegmentes ungleich alter Tiere vergleicht.

Zweitens ist es behufs genauerer Untersuchung der frei in der Leibeshöhle schwimmenden Samenelemente sehr leicht, dieselben zu isolieren und direkt aus dem lebenden Tier unter das Mikroskop zu bringen, ohne dass durch eine umständliche Präparation Zeit verloren ginge, während welcher sie sich verändern könnten. Man sticht zu diesem Zweck gleichzeitig mit zwei Präpariernadeln die Leibeswand des Hodensegmentes an irgend einer Stelle an und entfernt dann die Spitzen der Nadeln ein wenig voneinander, um die Oeffnung zu erweitern; dann quillt der grösste Teil des Inhaltes von selbst heraus und kann ganz ohne Zusatz einer indifferenten

[9]) Vejdovsky, Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Anneliden. I. Enchytraeiden, pag. 45, Taf. V, Fig. 9.

Flüssigkeit untersucht werden. Dabei darf man aber nicht versäumen, das Tier vorher von dem anhaftenden Wasser zu befreien, indem man es mit einem Pinsel ein paarmal auf Fliesspapier hin- und herrollt. Auf die eben bezeichnete Weise bleibt das Präparat frei von fremden Gewebeteilen, welche beim Zerzupfen des Wurmes eine ebenso unvermeidliche wie unwillkommene Zugabe bilden. Nach einiger Uebung ist es mir gelungen, auch die allerkleinsten, eben ausgekrochenen Tiere, welche nicht viel dicker als ein Pferdehaar sind, mit fein zugeschliffenen Nadeln an der richtigen Stelle zu öffnen, um die wenigen, bei ihnen im Hodensegment vorhandenen Samenelemente isoliert zur Ansicht zu bekommen.

Um das Eintrocknen des Spermas während der Untersuchung zu verhüten, liess ich dasselbe auf ein Deckgläschen ausfliessen und brachte dieses schnell über eine feuchte Kammer, welche durch einen auf den Objektträger gekitteten Glasring gebildet wurde und in welcher durch ein kleines, ganz schwach angefeuchtetes Stück Fliesspapier oder durch ein paar Algenfäden gerade soviel Wasserdampf abgegeben wurde, um die Verdunstung der Samenflüssigkeit zu verhindern. Durch einen Tropfen Wasser, welchen ich im Anfange gewöhnlich auf den Boden der Kammer brachte, wurde zu viel Feuchtigkeit entwickelt, sodass die Wände mit einem feinen Tau beschlugen und Veränderungen an den Samenelementen eintraten. Hat man aber den richtigen Feuchtigkeitsgrad getroffen, so kann man das Sperma stundenlang untersuchen, ohne irgend eine nachteilige Veränderung an ihm wahrzunehmen.

Für eine genauere Untersuchung ist es natürlich auch hier nötig, indifferente Zusatzflüssigkeiten anzuwenden, da im unvermischten Samen die einzelnen Elemente zu dicht aneinander liegen, um bequem studiert werden zu können. Dazu benutzte ich Hühnereiweiss, Traubenzucker von 1050 sp. G. und besonders $^1/_2$ prozentige Kochsalzlösung. Ein Tropfen der Untersuchungsflüssigkeit wurde auf den Objektträger gebracht, dann das vorher abgetrocknete Tier hineingesetzt und geöffnet, so dass die Bestandteile des Samens, ohne mit der Luft in Berührung zu kommen, sogleich in die indifferente Flüssigkeit entleert wurden. Sollten behufs nachheriger Färbung die Samenelemente konservirt werden, so wurden dieselben eine kurze Zeit der Einwirkung von Dämpfen einer $^1/_2$ prozentigen Osmiumsäure ausgesetzt.

Als Färbemittel wandte ich Pikrocarmin und Grenachers Alauncarmin an, welche ich unter dem Deckgläschen nur etwa eine Minute lang einwirken liess. Dann wurden sie wieder durch Aufsaugen mit Fliesspapier entfernt, indem sie zunächst durch Wasser und darauf durch eine Mischung von gleichen Teilen Glycerin und Wasser ersetzt wurden. Wenn man die einzelnen Reagentien abwechselnd von verschiedenen Seiten zutreten lässt, werden nicht allzuviele von den Samenelementen hinweggeschwemmt und man erreicht zu gleicher Zeit den Hauptzweck, ohne gröbere mechanische Eingriffe die einzelnen Entwicklungsstadien zu isolieren und gleichmässig im Präparat zu verteilen.

Ein dritter, recht günstiger und für die Sicherheit der Beobachtung sehr wichtiger Umstand, welchen die Branchiobdella bei der Untersuchung der Samenentwicklung bietet, ist der, dass man gelegentlich ganz durchsichtige Exemplare findet und so instandgesetzt wird, am lebenden Tier selbst, durch die Leibeswand hindurch, die feinsten histologischen Details an den Samenelementen zu beobachten. Ich hatte so die sicherste Kontrolle, wenn es galt festzustellen, ob irgend eine an den künstlich isolierten Bildungstadien gefundene Eigentümlichkeit wirklich im Leben vorhanden, oder erst durch die benutzten Reagentien oder die Art der Präparation hervorgerufen war. Bei ganz jungen, völlig durchsichtigen Branchiobdellen ist es möglich gewesen, sogar mittelst homogener Immersion ($^1/_{14}$ von Winkel in Göttingen) die Umbildungen am sich entwickelnden Hoden mit aller Deutlichkeit zu erkennen und so einen klaren Einblick in die ersten, bisher noch nicht ganz sichergestellten Entwicklungstadien zu bekommen.

Kurze Uebersicht. Es ist nötig, hier noch einige Worte über die von mir im Folgenden benutzten Namen für die Umbildungsformen der Samenelemente vorauszuschicken. Denn auf diesem Gebiete herrscht bis jetzt wenig Uebereinstimmung unter den einzelnen Forschern, ein Zeichen, dass wir noch ziemlich weit davon entfernt sind, einen klaren Ueberblick über die Spermatogenese im ganzen Tierreich zu haben. Trotzdem die bei meiner Untersuchung zu Grunde gelegte Arbeit die Abhandlung von Blomfield über

die Spermatogenese des Regenwurms[10]) ist, werde ich doch die von ihm angewandten Bezeichnungen nicht annehmen, sondern ziehe es vor, mich an die allgemeiner verbreiteten, durch v. la Valette St. George[11]) aufgestellten Namen zu halten. Ohne den Anspruch erheben zu wollen, ein für jeden einzelnen Fall im Tierreich gültiges Schema aufzustellen, unterscheide ich in meiner Darstellung folgende fünf Entwicklungsstadien der Samenelemente:

Erstes	Stadium.	Sexualzellen, Geschlechtszellen.
Zweites	„	Spermatogonien, Stammsamenzellen.
Drittes	„	Spermatocyten, Samen-Vermehrungszellen.
Viertes	„	Spermatiden, Samen-Ausbildungszellen.
Fünftes	„	Spermatosomen, Samenkörper.

Der Entwicklungsgang der Samenelemente tritt bei Anneliden klarer hervor als bei höheren Tieren, denn erstens fehlen die bei letzteren auftretenden Hüllen, Bildungen sekundärer Natur, durch welche das Studium der Samenentwicklung sehr erschwert wird und zweitens lösen sich die Zellen, aus deren Nachkömmlingen später die Samenkörper hervorgehen, frühzeitig vom Hoden ab und schwimmen frei in der Leibeshöhle des Tieres, sodass es möglich ist, jedes Entwicklungsstadium für sich gesondert zur Ansicht zu bekommen.

Die oben bezeichneten fünf Hauptabschnitte der Samenbildung lassen sich bei Branchiobdella leicht und scharf voneinander abgrenzen.

I. Embryonales Stadium. Sexualzellen. Zellen von embryonalem Charakter, welche bei den eben ausgeschlüpften Branchiobdellen die Anlage des Hodens darstellen und ganz das gleiche Aussehen haben wie die entsprechenden Zellen des Eierstockes (Taf. XVI, Fig. 25 und 26, Taf. XVII, Fig. 30, *gz*). Bei älteren Tieren bilden sie jenen Teil des Hodens, welcher die ursprüngliche Beschaffenheit beibehält und von welchem aus die Neubildung von Samenelementen stattfindet (Taf. XVII, Fig. 32 und 33, *gz*).

II. Stadium der Stammsamenzellen oder Spermatogonien (Protospermoblasten, nach der in Frankreich üblichen Nomenklatur). Dies sind den Eiern homologe Zellen, welche sich bei

[10]) Blomfield, On the development of the Spermatoza, Part. I, Lumbricus. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. XX, New series, 1880, pag. 79.

[11]) v. la Valette St. George, Die Spermatogenese bei den Säugetieren und den Menschen, Arch. f. mikrosk. Anat., XV, 1878, pag. 308.

unserem Tiere vom Hoden ablösen wie reife Eier vom Eierstock. Jede Spermatogonie bildet den Ausgangspunkt für die Erzeugung je eines Samenfädenbüschels (Fig. 31—33, *sg* und sg_1).

III. Stadium der Vervielfältigung. Aus der Spermatogonie entstehen durch fortgesetzte Zweiteilung aus einander hervorgehende Generationen von Spermatocyten (Deutospermoblasten), welche durch eine zentrale Protoplasmamasse, den *Cytophor* zusammengehalten werden. Auf diese Weise erhalten wir nacheinander zwei-, vier-, acht- und mehrzellige *Spermatogemmen* (Fig. 40—45, 47—51). Das Spermatocyt kommt also nicht einzeln vor; eine für sich in der Leibeshöhle schwimmende Samenzelle ist eine Spermatogonie.

IV. Stadium der Ausbildung der Samenkörper. Auf einem gewissen Punkte erreicht die Vermehrung der Spermatocyten ihr Ende und nun erst beginnt an der letzten Generation die Umwandlung in die Spermatosomen. Bei höheren Tieren, wo sich die letzteren in Spermatocysten entwickeln, tritt die Umbildung ebenfalls gleichzeitig und erst dann ein, wenn die Vermehrung abgeschlossen ist.

Es erschien mir wünschenswert, um Unklarheiten in der Darstellung zu vermeiden, der in Umbildung begriffenen Zelle einen besonderen Namen beizulegen, weil bei Branchiobdella erst noch eine Reihe komplizierter Vorgänge in ihr stattfindet, ehe sie sich als Spermatosom in die Länge streckt und vom Cytophor ablöst. Da bei der Menge bereits vorhandener Wortbildungen eine den oben beigefügten deutschen Namen wiedergebende Bezeichnung sich nicht finden liess, schlug mir Herr Professor Semper vor, sie einfach „Spermatide“ zu nennen (Fig. 46, Spermatogemme mit Spermatiden. Fig. 113—122, isolierte Spermatiden). Nematoblasten einiger Autoren.

Dann folgt endlich

V. Stadium der frei gewordenen Samenkörper oder Spermatosomen (Fig. 36—39).

I. Hoden. Sexualzellen. Der früheste Zustand, in welchem der Hoden nur aus einer geringen Anzahl von Sexualzellen besteht, die zusammen von einer dünnen, durch das Peritonaeum gebildeten Haut umschlossen sind, ist aus den schon oben beim jungen Eierstock erwähnten Gründen an den lebenden Tieren nur äusserst selten zu sehen. Da ich aber Hunderte eben ausgeschlüpfter

Branchiobdellen unter dem Mikroskop gehabt habe, so hatte ich doch verschiedenemal das Glück, ausserordentlich klare Bilder davon zu Gesicht zu bekommen. Fig. 30 zeigt dieses Stadium bei 600facher Vergrösserung (homogene Immersion $^1/_{14}$ von Winkel). Wie beim Eierstock, so erkennt man auch hier deutliche Zellgrenzen und an einzelnen Stellen die Membran, welche den Hoden umhüllt *(p)*. Dieselbe setzt sich am proximalen Ende desselben in Gestalt eines engen, faltigen Schlauches fort (p_1), vermittelst dessen der Hoden am Dissepiment $^5/_6$, dicht an der Stelle, wo dieses an die Leibeswand stösst, befestigt ist. Fig. 1 *h* auf Taf. XVI gibt eine Ansicht desselben Stadiums in einem seitwärts von der Medianebene des Tieres geführten Sagittalschnitt (Vergr. $\frac{90}{1}$).

Die Kerne, Taf. XVI, Fig. 25, messen etwa 0,06 mm und zeigen im allgemeinen noch deutlicher als die Zellen des jungen Eierstockes die eigentümliche Maulbeerform. Die Vermutung, dass diese eine Einleitung zum direkten Zerfall des Kernes in eine grössere Anzahl von Teilstücken darstellt, wird dadurch noch besonders nahe gelegt, dass man auch hier in dem Kern nicht ein bestimmtes Kernkörperchen antrifft, sondern in der Mitte der meisten, mehr oder weniger abgerundeten Vorwölbungen je einen dunklen Punkt wahrnimmt, den man für den Nucleolus eines neu entstehenden Kernes halten möchte.

Trotzdem habe ich nach sorgfältigster Prüfung einer grossen Anzahl dieser Präparate nie einen wirklichen Zerfall des Kernes in kleine Teilstücke finden können, sondern im Gegenteil an wenig älteren Objekten statt einer Anzahl haufenweis zusammenliegender Kerne ganz deutliche Bilder der indirekten Kernteilung getroffen, und zwar so, dass dicht neben Zellen mit maulbeerförmigen Kernen andere Zellen in verschiedenen Stadien der indirekten Teilung begriffen waren (Fig. 26). Ich muss also für Branchiobdella das Vorhandensein einer direkten Kernteilung (Kernfragmentation) bestimmt in Abrede stellen, so sehr mir selbst auch anfangs meine Präparate für dieselbe zu sprechen schienen.

Jene sonderbaren Formen der Kerne sind vielleicht eine Folge lebhafter, innerhalb der Kernsubstanz vor sich gehender Umlagerungen, welche die bald nachher eintretenden, sehr energischen Teilungen einleiten. Dass das Vorhandensein zahlreicher stark lichtbrechender Kügelchen von Nahrungsprotoplasma in den jungen Zellen etwa von aussen her durch Druck auf den Kern jene unregelmässige Gestalt

desselben hervorbringen möchte, ist nicht wahrscheinlich, denn das Auftreten der punktförmigen dunklen Chromatinkörper im Mittelpunkt der kugeligen Kernteile weist darauf hin, dass Vorgänge im Innern dabei die Hauptrolle spielen.

Auf Schnitten waren die in frischen Zellen vorhandenen, stark lichtbrechenden Nahrungs-Kügelchen nicht oder nur schwach wahrzunehmen, weil sie entweder durch die angewandten Reagentien gelöst, oder doch so aufgehellt wurden, dass sie sich nicht deutlich vom Protoplasma der Zelle abhoben.

In Fig. 27 gebe ich zum Vergleich einen Schnitt aus dem jungen Eierstock. Wir sehen hier bei *fk* einen Kern, in welchem am unteren Rande die dunklen Körner sich zu Faden anzuordnen scheinen; der Kern hat seine unregelmässige Gestalt verloren und ist rund. Es ist möglich, dass wir hier ein Uebergangsstadium vom maulbeerförmigen Kern zur Fadenteilung haben. Die Kleinheit des Objektes und die geringe Zahl der Zellen, aus welchem die ganz jungen Geschlechtsorgane bestehen, gestattete indessen nicht, eingehendere Untersuchungen über diese Vorgänge innerhalb des Kernes zu machen; das mit *fk* bezeichnete Stadium fand ich nur dieses eine Mal und unterlasse es daher, weitere Folgerungen daraus zu ziehen. Dagegen habe ich Bilder wie das in Fig. 26 dargestellte, wo Zellen mit maulbeerförmigem Kern dicht neben solchen lagen, die in Fadenmetamorphose begriffen waren, ziemlich häufig gefunden.

Betreffs der dieses Thema berührenden Untersuchungen von Nussbaum, v. la Valette St. George und anderen, verweise ich auf das spätere Kapitel, in welchem die einschlägige Litteratur im Zusammenhang besprochen werden soll, um im Interesse einer übersichtlichen Darstellung der bei Branchiobdella gefundenen Thatsachen die Beschreibung nicht zu oft unterbrechen und durch Bezugnahme auf Beobachtungen an anderen Tieren vom Hauptgegenstand abschweifen zu müssen.

II. Hoden. Spermatogonien. Es tritt also in der zweiten Entwicklungsperiode des Hodens, welche rasch auf das Stadium der maulbeerförmigen Kerne folgt und welches man daher gewöhnlich auch schon bei den erst vor kurzem ausgeschlüpften Tieren zu Gesicht bekommt, an seinem distalen Ende eine sehr rege Zellbildung ein. Von den neu entstehenden Zellen bleibt aber nur der geringste Teil am Hoden selbst sitzen, um dessen Volumen langsam zu ver-

grössern, die Mehrzahl derselben löst sich von ihm ab, wobei die dünne Hülle des Hodens gesprengt wird, und fällt dann in die Leibeshöhle, um dort jede für sich ihre weitere Entwicklung zu durchlaufen. Diese Zellen sind die Spermatogonien (Taf. XVII, Fig. 31 und 32, sg_1).

Eine solche Gestalt, in welcher der Hoden aus einer kompakten Masse von Sexualzellen (Fig. 32, 33, *gz*) besteht, von denen aus ununterbrochen zahlreiche Elemente, die Spermatogonien (*sg*) gebildet werden, behält er nun während der ganzen Lebensdauer des Tieres bei, nur dass er mit dem Aelterwerden desselben etwas an Grösse zunimmt und dass dann ein beträchtlicherer Teil seines Umfanges frei werdende Zellen liefert (Fig. 33). Doch ist auch der ausgebildete Hoden an und für sich nur von geringer Grösse, etwa 0,30 mm im längsten und 0,15 im kürzesten Durchmesser. Ein bestimmtes Mass für alle erwachsenen Tiere lässt sich nicht angeben, da dieses bei den einzelnen Individuen ziemlich verschieden ausfällt, je nachdem bei dem einen die Spermatogonien längere oder kürzere Zeit als bei dem anderen mit dem Hoden in Verbindung bleiben, ehe sie sich ablösen.

In grossen Branchiobdellen, selbst wenn sie sehr durchsichtig sind, ist es nicht möglich, den Hoden deutlich zu erkennen, da er durch die Samenelemente verdeckt wird, welche das ganze Segment dicht anfüllen. Doch glückt es öfters, ihn zur genaueren Untersuchung isoliert unter das Mikroskop zu bekommen. Der dünne Strang, durch welchen er befestigt ist, reisst leicht ab, wenn man das Tier ansticht und einen gelinden Druck auf das Hodensegment ausübt, sodass dann der Hoden zugleich mit den Samenelementen entleert wird. Fig. 33 stellt einen auf diese Weise präparierten Hoden dar, welcher frisch in indifferenter Flüssigkeit untersucht und gezeichnet wurde.

Auf Querschnitten des Hodens zeigen die Sexualzellen überall deutliche Zellgrenzen, sie sind von gleicher Grösse, 0,01 mm, und schliessen dicht aneinander. Es findet sich ebensowenig als beim Eierstock eine protoplasmatische Grundsubstanz mit darin eingebetteten Kernen. Maulbeerförmige Kerne kommen auch hier nur am ganz jungen Hoden vor.

Keine der an der Peripherie des Hodens neu entstandenen Spermatogonien durchläuft ihre weitere Entwicklung, so lange sie noch an diesem befestigt ist. Erst nach ihrer Ablösung, wenn sie

frei in der Leibeshöhle schwimmt, fängt sie an, sich lebhaft zu vermehren und liefert dann die Spermatocyten, welche durch den Cytophor zu Spermatogemmen vereinigt bleiben.

Entstehung des Cytophors. Um die morphologische Bedeutung dieser sonderbaren zentralen Protoplasmamasse richtig zu verstehen, muss man die Ablösung der Spermatogonien von Hoden sorgfältig untersuchen; und hierzu hat man an der Branchiobdella ein sehr günstiges Objekt, da die Einfachheit der Präparation des Hodens und die Möglichkeit, denselben und die an ihm hängenden Spermatogonien direkt am jungen lebenden Tier zu beobachten, uns instandsetzt, histologische Details zu erkennen, welche nicht mehr nachweisbar sind, wenn durch Zusatz nicht völlig indifferenter Flüssigkeiten die geringste Veränderung bewirkt worden ist.

Wie der von Blomfield benutzte Name „blastophoral cell" zeigt, ist man der Ansicht, dass jenes Gebilde als eine Zelle anzusehen sei, obschon die meisten Beobachter darin übereinstimmen, dass ein Kern in ihr nicht nachzuweisen ist. Die Untersuchung an Branchiobdella hat mir nun gezeigt, dass der Cytophor keine Zelle, sondern eine Bildung ganz eigener Art darstellt, hervorgehend aus einer unvollständigen Zellteilung beim Entstehen der Spermatogonie. Zur bequemeren Uebersicht habe ich im Schema Taf. XVI, Fig. 23 den Vorgang dargestellt, wie derselbe nach Untersuchung einer grossen Anzahl isolierter sowohl, wie im lebenden Tier beobachteter Hoden sich mir darstellte. Nachdem sich der Kern einer an der Peripherie des Hodens gelegenen Sexualzelle geteilt hat, schnürt sich das Zellprotoplasma zwischen den beiden Tochterkernen ein. Die Ebene, in welcher diese Einschnürung erfolgt, liegt parallel der Oberfläche des Hodens, sodass die eine der beiden Tochterzellen, die Spermatogonie (Fig. 23, *sg*) nicht neben die andere (*gz*), sondern nach aussen von ihr zu liegen kommt. Nun geht aber die Abschnürung nicht so weit, dass durch sie eine vollständige Trennung der Spermatogonie von der Sexualzelle bewirkt würde, sondern hört schon früher auf, sodass erstere durch einen sehr kurzen Stiel mit der fest am Hoden sitzen bleibenden anderen Zelle verbunden ist (Fig. 22 in der Mitte; Taf. XVII, Fig. 31 u. 32, *sg*), an welchem man im lebenden Tier die Spermatogonie sich hin und her bewegen sehen kann, wenn die Leibeshöhlenflüssigkeit durch Kontraktion des Hautmuskelschlauches an ihr vorbeigetrieben wird.

Dieser Stiel ist nicht glatt an seiner Oberfläche, sondern mit verschiedenen warzenförmigen Anhängseln (Taf. XVII, Fig. 31, 32, *pr*) besetzt, welche amöboid beweglich zu sein scheinen, was sich aber bei der Kleinheit des Objektes nicht deutlich erkennen liess. Schliesslich reisst der Stiel dicht über der Sexualzelle ab (Taf. XVI, Fig. 23, sg_1; Taf. XVII, Fig. 31, sg_1), sodass der grösste Teil von ihm an der Spermatogonie verbleibt, gegen die er sich dann im Laufe der weiteren Entwicklung immer schärfer absetzt, indem er gleichzeitig seine Gestalt zu ändern und zu wachsen beginnt (Fig. 23, *cph*; Fig. 40).

Die kleine Oeffnung, welche an der Sexualzelle beim Abreissen des Stieles entsteht (Fig. 23, *oe*), scheint sich bald zu schliessen, wie auch die dort vorhandenen Anhängsel eingezogen zu werden scheinen, denn nur selten sieht man noch Spuren davon. Bei der Bildung einer neuen Spermatogonie von der Zelle *gz* aus, muss, wie sich aus der Betrachtung des Schemas ergibt, diese Stelle (*oe*) an das distale Ende derselben zu liegen kommen. In einzelnen Fällen konnte ich ausnahmsweise auch noch an den sich ablösenden Spermatogonien dem Stiel gegenüber einige schwache Unebenheiten erkennen, welche man als eine länger erhalten gebliebene Narbe jener früher offenen Stelle zu betrachten hat (Taf. XVII, Fig. 31, *oe*).

Die Untersuchung der Ablösung von Spermatogonien auf dünnen Schnittserien führte zu keinem sicheren Resultate, denn ganz abgesehen davon, dass der junge Hoden ausserordentlich klein ist und immer nur auf ein paar Schnitten zur Ansicht kommt, sind noch verschiedene Missstände vorhanden, welche ein sicheres Ergebnis nicht erzielen lassen. Nur in den seltneren Fällen, wo der Darm der jungen Branchiobdellen nicht gefüllt ist, findet man den Hoden auf den Schnitten freiliegend, sodass man die peripherischen Zellen genauer untersuchen kann, meist ist er zwischen Darm und Leibeswand eingeklemmt und dann ist mit den Präparaten überhaupt nichts anzufangen. Aber auch selbst in dem ersteren Falle geben Lackpräparate keine sichere Auskunft, denn man kann nie wissen, ob eine dicht am Hoden liegende Zelle wirklich mit ihm zusammenhängt, oder ob sie nicht eine der schon abgelösten Spermatogonien oder der aus diesen hervorgegangenen Spermatocyten ist, die überall in der Nähe des Hodens sich finden. Am lebenden Tier wird durch die Bewegungen desselben jeder Zweifel in dieser Beziehung beseitigt, indem die freien Zellen dabei in der Leibeshöhle herumgetrieben

werden. Die feineren histologischen Details, wie der an der Spermatogonie befindliche Protoplasmarest, aus welchem sich der Cytophor entwickelt, sind an Schnitten auch nicht deutlich zu erkennen.

So auffallend die Vorgänge bei der Abtrennung der Spermatogonie auch sind und so vereinzelt sie auf den ersten Blick dazustehen scheinen, sind sie doch nicht ganz ohne Zusammenhang mit anderen, näher bekannten Erscheinungen. Wir wissen, dass die Spermatogonien (und nicht die aus diesen hervorgehenden Spermatocyten) den Eiern homolog sind. Nun finden wir bei der Ablösung mancher Eier vom Eierstock ein Verhalten, welches mit dem oben beschriebenen wohl in Beziehung gebracht werden kann; ich meine die Bildung der Mikropyle. Wie in unserem Fall die Spermatogonien, so bleiben auch die Eier bei gewissen Tieren mit ihrer Bildungsstätte durch einen engen, kurzen Stiel noch längere Zeit in Zusammenhang; dann reisst auch hier beim Ablösen diese Verbindung einfach durch, sodass eine Oeffnung bleibt, an welcher das Protoplasma der Eizelle frei liegt, ebenso wie das der eben abgetrennten Spermatogonie. In diesen Punkten sind also beide Vorgänge gleich; aber die Bildungen, welche hierdurch ihre Entstehung nehmen, sind durchaus verschieden. Beim Ei wird durch die stielförmige Verlängerung des Zellprotoplasmas, welche die Dotterhaut und das Chorion durchsetzt, einfach ein Kanal hergestellt, der in das Innere des Eies führt. Bei der Spermatogonie aber nimmt das Protolaplasma des Stieles immer mehr an Masse zu und setzt sich später deutlich gegen die aus der Teilung hervorgehenden Spermatocyten ab (Fig. 40), mit denen es jedoch beständig durch eine kleine Oeffnung in Verbindung bleibt (Fig. 50). Der anfangs nackte Cytophor umgiebt sich nach einiger Zeit mit einer eigenen Membran.

Nach dem eben Gesagten sollte man nun vermuten, dass gerade an den Eiern von Branchiobdella eine deutlich ausgebildete Mikropyle vorhanden sei. Ich habe jedoch keine solche gefunden und glaube auch nicht, dass sie existiert. Wie Seite 305 erwähnt wurde, schwimmen die reifen Eier nicht frei in der Leibeshöhle, sondern unterliegen einem starken Druck durch die benachbarten Organe, sodass sie oft ganz platt gepresst sind, wenn der Darm gerade stark gefüllt ist. In diesem Falle würde also, falls sie eine Mikropyle besässen, notwendig ein Teil des Dotters und Zellprotoplasmas durch diese hinausgepresst und die Eier beschädigt werden.

III. Vervielfältigung der Samenzellen. Spermatogemmen mit Spermatocyten. Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zur Beschreibung der ersten Entwicklungsvorgänge der Samenelemente zurück. Die Spermatogonie (Fig. 31 und 32, sg_1) teilt sich in der aus Fig. 40 und Fig. 23, *sc* ersichtlichen Weise. (An älteren, lebhaft wuchernden Hoden scheint diese erste Teilung der Spermatogonie mitunter schon vor ihrer Ablösung einzutreten Fig. 33, *t*.) Die beiden neu entstandenen Zellen trennen sich oben voneinander, bleiben aber an ihrem unteren Ende mit dem Protoplasmaanhängsel, dem Cytophor, in Verbindung, welchen sie nun in ihre Mitte nehmen, indem sie sich gegenüberstellen, sodass die in Fig. 32, *sc* abgebildeten Doppelzellen entstehen. Dieser in Fig. 40 dargestellte Vorgang ist wichtig für das richtige Verständnis der Spermatogemmenbildung, indem er zeigt, dass wirklich jene Stelle der Spermatogonie, an welcher sie sich ablöste, die Anlage des Cytophors bildet, und dass dieser bereits während der ersten Teilung neben den Spermatocyten liegt und nicht erst am Schluss derselben zwischen ihnen entsteht.

Bei ganz jungen Branchiobdellen findet man anfangs nur diese in Fig. 32 sg_1 und *sc* dargestellten Elemente. Dieselben bekommt man während der kleinen Bewegungen des unter dem Deckgläschen festgehaltenen Tieres leicht von verschiedenen Seiten zu Gesicht, wobei man sich überzeugt, dass sie abgeplattet sind, bei einzelnen Exemplaren stärker als bei anderen; auch zeigen sie gewisse Verschiedenheiten in der Form (vergl. Fig. 32, *sc* und Fig. 41). So stark zusammengedrückte Doppelzellen, wie ich in der letzteren Figur abgebildet habe, fanden sich selten. Dieselben kamen nur bei sehr kleinen Tieren vor, wo sie jedenfalls ihre Form dadurch erhielten, dass sie eine Zeit lang zwischen gefülltem Darm und Leibeswand eingeklemmt gewesen waren.

Die weiteren Teilungen sind aus Fig. 42 bis 45 ersichtlich. Durch Färbung mit Alauncarmin lassen sich deutliche Bilder der fadenförmigen Kernmetamorphose darstellen (Fig. 53). Die Spermatocyten umgeben rosettenförmig den Cytophor. An den Spermatogemmen junger Tiere sind die Zellen durchscheinend, matt, etwas körnig, ihre Membran meist faltig; mitunter sieht man schon am lebenden Tier in ihnen die Umrisse des Kernes (Fig. 43) und dessen, was man ohne Bedenken als Kernkörperchen bezeichnen

würde, was ich aber aus später zu erörternden Gründen Nebenkörperchen nenne. Bei grösseren Tieren, wo eine lebhafte Ernährung der Zellen stattfindet, sind dieselben prall angefüllt und kugelrund (Fig. 47—51). Dabei verschieben sich die einzelnen Zellen, welche bei kleinen Tieren mitunter noch im Achtteilungsstadium alle in einer Ebene liegen (Fig. 45) so, dass sie sich nach allen Seiten des Raumes gleichmässig um den Cytophor gruppieren (Fig. 48, 51). Je nach den Teilungsstadien der Kerne sind die Zellen jetzt bald ganz klar und durchsichtig, bald körnig und dunkler. Der Cytophor wächst heran, und zwar oft an einer Spermatogemme schneller als an der anderen (vergl. Fig. 48, 49 und 43; Fig. 50 und 53); im Stadium der Sechzehnteilung der Spermatocyten übertrifft er diese bereits an Grösse. Die anfangs an ihm vorhandenen Fortsätze verschwinden, das heisst, sie werden eingezogen und die Masse rundet sich ab (Fig. 50 und 51).

Ausgebildete Spermatogemmen. So wächst die Spermatogemme eine geraume Zeit weiter, bis auf einem bestimmten Stadium die Teilung der Spermatocyten und das Grösserwerden des Cytophors plötzlich aufhört. Dieses Stadium tritt bei jungen Branchiobdellen früher ein, öfters schon, wenn die ganze Spermatogemme nur 32 Zellen besitzt; bei älteren Tieren findet man gewöhnlich 64—128.

Die ausgebildeten Spermatogemmen sind oval oder rund und messen:

die runden 0,04 bis 0,07 mm,

die ovalen im grössten Durchmesser: im kleinsten:

0,09 mm	0,06 mm
0,08 „	0,06 „
0,06 „	0,04 „
0,06 „	0,03 „

Die Spermatocyten verschiedener Spermatogemmen haben auf derselben Stufe der Entwicklung und in demselben Tier oft ziemlich verschiedene Grösse. So massen dieselben z. B. bei drei im Achtteilungsstadium befindlichen Spermatogemmen an der einen 0,07 mm, an der anderen 0,010 und an der dritten 0,012.

In allen Fällen nimmt aber mit dem Heranwachsen der ganzen Spermatogemme der Durchmesser der Spermatocyten etwas ab. Die der letzten Generationen messen stets nicht mehr als 0,007 oder 0,006 mm.

Cytophor. An manchen Spermatogemmen ist der Cytophor ganz von den Spermatocyten, oder in späteren Stadien von den Spermatiden umhüllt (Fig. 52), sodass man ihn nicht wahrnimmt, wenn man nicht einen Druck mit dem Deckgläschen auf dieselben ausübt. Meist aber sitzen die Zellen nicht so eng zusammen und dann ist der Cytophor auch im völlig unversehrten Zustand der Spermatogemmen zu erkennen.

Er besteht aus weichem, dünnflüssigen Protoplasma, welches bei nur einigermassen unzarter Präparation dem leisesten Drucke nachgiebt, sodass man oft eine ovale oder runde Masse vor sich sieht, in welche die Spermatocyten hineingedrückt sind; Bilder, welche früher zur Behauptung einer endogenen Zellbildung Veranlassung gegeben haben, indem man den Kontur des breitgedrückten Cytophors für die Membran der Mutterzelle nahm, welche das Ganze umhüllen sollte.

Aber auch schon bei der vorsichtigsten Präparation, wenn die Spermatogemmen ganz frei in der indifferenten Zusatzflüssigkeit schwimmen, sieht man nicht selten die Zellen bis zur Hälfte im Cytophor stecken. Fig. 75 zeigt ein Stück von einem mit Osmiumsäuredämpfen behandelten Cytophor, von welchem die Spermatiden sich zum Teil abgelöst hatten, sodass hier die Vertiefung, in welcher eine derselben sich befand, sichtbar ist. Fig. 76 bringt ein entsprechendes Bild, aus einem etwa $\frac{1}{200}$ mm dicken Schnitte durch das Hodensegment. Gewöhnlich aber hängen die Zellen in der Weise am Cytophor wie es Fig. 77 nach einem Osmiumsäure-Präparat und Fig. 66 nach einem dünnen Schnitt darstellt.

Wie bereits oben hervorgehoben wurde, als von der Entstehung der Spermatocyten aus den Spermatogonien die Rede war, stehen erstere mit dem Cytophor durch eine kleine Oeffnung in Verbindung. Dies gilt auch für alle späteren Generationen derselben mit Einschluss der Spermatiden (Fig. 77, *co*). Man erkennt diese Kommunikation oft schon deutlich an unversehrten, nicht zu vielzelligen Spermatogemmen (Fig. 50), noch besser an Präparaten, wo durch den Druck des Deckgläschens die Zellen etwas vom Cytophor entfernt wurden. Hier hängen sie mit diesem durch einen längeren, dünnen Stiel oder vielmehr Schlauch zusammen, welcher von der künstlich ausgedehnten Membran gebildet wird; denn die Zellmembran geht ohne Unterbrechung in die des Cytophors über. Und dass dieser wirklich eine

zarte Membran besitzt, liess sich durch Zusatz von Wasser zu frischen Präparaten nachweisen, wodurch sie an einzelnen Stellen abgehoben wurde.

In den mit Alauncarmin gefärbten Schnittserien war im Cytophor ein Gerüst von dunkleren Balken und Fäden zu erkennen (Fig. 66); häufig, jedoch nicht immer, fanden sich Vakuolen (*v*). Am frischen Präparat sieht man oft neue entstehen, wenn die Zusatzflüssigkeit etwas zu stark verdünnt ist, doch darf man ihr Vorhandensein nicht einer solchen Einwirkung allein zuschreiben, denn ich fand auch bei lebenden Tieren öfters 2, 3, mitunter zahlreiche Vakuolen in einzelnen Cytophoren, während die übrigen keine enthielten. Im frischen Zustande sieht man im Protoplasma des Cytophors äusserst feine Körnchen (Fig. 75, 77), welche lebhafte Molekularbewegung zeigen. Sie stellen jedenfalls einen protoplasmatischen Nährstoff für die Samenzellen dar. Dass der Cytophor eine Hauptrolle bei der Ernährung der letzteren spielt, scheint mir sicher, womit natürlich nicht in Abrede gestellt werden soll, dass ausserdem noch jede Zelle direkt durch ihre Membran Stoffe von aussen aufnimmt. Die zentrale Lage des ersteren hindert nicht, dass er überall mit der Leibeshöhlenflüssigkeit in Berührung kommt, welche mit Leichtigkeit zwischen die lose aneinander liegenden Zellen eindringen kann. Die offene Kommunikation der Samenzellen mit dem Cytophor bedingt eine ganz gleichmässige Ernährung für dieselben, welche sich darin kundgiebt, dass die Teilung der sämtlichen an einer Spermatogemme vereinigten Spermatocyten zur gleichen Zeit eintritt (Fig. 53), und dass die Spermatiden ebenfalls sich stets in demselben Umwandlungsstadium befinden (Fig. 52, 46). Es findet auch infolgedessen das Freiwerden der Spermatosomen nicht nacheinander, sondern gemeinschaftlich statt. Der Cytophor reguliert somit die Ausbildung der an ihm sitzenden Zellen.

Nebenkörperchen. Wir wenden uns jetzt zur Betrachtung eines Gebildes, welches ich lange für das Kernkörperchen hielt, bis eine äusserst mühsame Untersuchung mir Klarheit über die wahre Natur desselben gebracht hat, indem ich dabei vom reifen Spermatosom ausgehend die Entstehung jedes einzelnen der ihn zusammensetzenden Teile in der Entwicklungsreihe der Samenelemente rückwärts verfolgte. Ich wäre nie auf den Gedanken gekommen, in dem kernkörperchenartigen Gebilde des Spermatocyts etwas Besonderes

zu suchen, wenn mich nicht die Umwandlungen, welche an der Spermatide vor sich gehen, dazu geführt hätten, die ersteren sorgfältig darauf anzusehen, ob das vermeintliche Kernkörperchen im Kern oder neben ihm liegt. Doch will ich jetzt bei der Darstellung den umgekehrten Weg als bei der Untersuchung einschlagen und wie bisher die Vorgänge in der Reihenfolge beschreiben, wie sie in der Natur stattfinden.

Zur Konstatierung der eben erwähnten Thatsache eignen sich am besten junge Spermatogemmen mit wenig Zellen, da in den späteren Stadien die zahlreichen Spermatocyten sich gegenseitig mehr oder weniger verdecken. Fig. 67 zeigt ein Spermatocyt von einer Spermatogemme, welche sich eben durch Teilung aus einer vierzelligen in eine achtzellige verwandelt hatte. Der neue Kern ist infolge der Teilung noch etwas klein, die Zelle ein wenig gequollen, da der gewöhnlichen Untersuchungsflüssigkeit, Kochsalzlösung von 0,5 %, absichtlich noch eine geringe Menge Wassers beigesetzt war. Hier sieht man nun mit voller Deutlichkeit das etwa 0,001 mm grosse Nebenkörperchen dicht neben dem Kern liegen. Man muss viel Geduld haben, wenn man sich solche beweisende Bilder verschaffen will, da es ein seltener Zufall ist, dass man Nebenkörperchen und Kern gerade im Profil zu Gesicht bekommt, auch füllt im normalen Zustand der Spermatocyten der Kern fast die ganze Zelle aus, sodass das Nebenkörperchen zwischen diesem und der Zellmembran eingeengt ist, wodurch ein deutliches Erkennen sehr erschwert wird.

Dieser Umstand hat es mir auch unmöglich gemacht, an den Spermatogonien mit Sicherheit nachzuweisen, dass das einem Kernkörperchen gleichende Gebilde neben und nicht im Kern liegt. Hier können nur die am Rande des isolierten Hodens liegenden Spermatogonien mit einiger Aussicht auf Erfolg durchmustert werden, und selbst diese werden durch die benachbarten, über oder unter ihnen liegenden meist so verdeckt, dass man nur eine geringe Anzahl frei vor sich sieht. Doch habe ich auch hier verschiedenemal das Nebenkörperchen, wenn auch nicht in der Profillage neben dem Kern, so doch in der Weise am Rande desselben liegen sehen, dass eine sorgfältige Benutzung der Mikrometerschraube es mir so erscheinen liess, als ob der Kontur des Nebenkörperchens etwas über den des Kernes hinausging. Ein wirkliches Kernkörperchen war weder an den Spermatogonien noch an den Spermatocyten nachzuweisen.

An schwach gefärbten Präparaten sah ich bei genauer Einstellung auf das Nebenkörperchen, dass dieses keine oder nur sehr schwache Färbung im Vergleich zum Kern angenommen hatte, obwohl es bei nicht ganz scharfer Einstellung oder bei schwächerer Vergrösserung dunkler erschien als dieser, da es aus einer stark lichtbrechenden Substanz besteht. Bei längerer Einwirkung der Tinktionsflüssigkeit nimmt es jedoch etwas Farbe an.

Die Kerne der Eierstockszellen, mit Ausnahme des allerfrühesten maulbeerförmigen Stadiums, besitzen ein wirkliches Kernkörperchen, welches sich dunkler färbt als der Kern. An einem mit stark verdünnter Essigsäure behandelten Dissociationspräparat des Eierstockes, an welchem einzelne Zellen gesprengt waren und deren Kerne frei in der Flüssigkeit schwammen, war es deutlich zu erkennen, dass das Körperchen in dem Kern lag, wenn man denselben durch Zutretenlassen neuer Flüssigkeit herumrollte. Auf Schnitten trifft man zwar hin und wieder Kernkörperchen neben dem Kerne liegend, es ist aber sicher, dass dieselben beim Schneiden aus ihren Kernen herausgerissen wurden. Wenn jene gerade am Rande des Kernes liegen, so genügt ja eine Verschiebung von $\frac{1}{1000}$ mm, um sie ganz über denselben hinauszubringen.

Ueber das Verhalten des Nebenkörperchens während der Kernteilung geben die Präparate Fig. 54 bis 58 Auskunft. Nach längeren Versuchen mit verschiedenartigen Färbemitteln fand ich in dem schon oft erwähnten Grenacher'schen Alauncarmin ein gutes Mittel, schnell und ohne nachteilige Veränderung der Zelle deutliche Kernteilungsbilder zu erhalten. Wegen der dunklen Färbung aber, welche der Kern dabei annimmt, ist häufig das Nebenkörperchen nicht sicher zu erkennen, während Pikrocarmin zwar das Nebenkörperchen überall klar hervortreten lässt, aber keine brauchbaren Kernteilungsbilder liefert.

Fig. 56 bis 58 geben mit Pikrocarmin gefärbte Präparate. In Fig. 57 sind die Kerne der Spermatocyten noch ungeteilt; in zweien von den Zellen ist das Nebenkörperchen noch einfach, in den anderen bereits doppelt. Während wir in Bezug auf die Kerne fanden, dass jede Veränderung, welche an einem auftritt, gewöhnlich auch gleichzeitig an allen übrigen derselben Spermatogemme stattfindet (Fig. 53), verhalten sich dagegen die Nebenkörperchen nicht so gleichmässig, indem hier bei der Teilung einzelne den anderen

vorauseilen. Fig. 58 zeigt, dass nach beendeter Teilung der Kerne an jedem ein Nebenkörperchen zu finden ist, und zwar ist das eine meist etwas kleiner als das des Schwesterkernes.

Die Fig. 53 bis 55 und 68 bis 70 stellen die Teilungsvorgänge des Kernes und Nebenkörperchens an mit Alauncarmin gefärbten Präparaten dar. Fig. 68 ist ein Spermatocyt von einer sechzehnzelligen Spermatogemme. In den fünfzehn übrigen Zellen war das Nebenkörperchen meist noch vollkommen rund, in dieser hat es durch eine Einschnürung in der Mitte Biskuitform angenommen. (Dieses Teilungsstadium wurde auch an einer lebenden, ganz kleinen Branchiobdella wahrgenommen.) Der sich abschnürende Teil ist etwas kleiner als der andere. Beide rücken nun auseinander (Fig. 69, 70; hier sieht man das eine Nebenkörperchen neben dem Kern). Nun erst beginnen die Kerne sich zu teilen und es treten die einzelnen Stadien der Fadenmetamorphose ein, welche man, abgesehen vom langsamer verlaufenden Knäuelstadium (Fig. 54) ziemlich selten vorfindet. Die geringe Anzahl wirklich gut erhaltener Kernfiguren, welche in den Präparaten aufzufinden waren, haben mich über das Verhalten der beiden Nebenkörperchen während der Kernteilung im Unklaren gelassen. Fig. 54 zeigt blos eins, das andere war, wie ich vermute, durch die dunkle Kernfigur verdeckt und jenes nur sichtbar, weil es in der Profillage neben dem Kern angetroffen wurde. An den sieben anderen Zellen dieser stark gefärbten Spermatogemme waren gar keine Nebenkörperchen zu erkennen. Aber auch in Fig. 53 und 55, welche schwächer gefärbte und in Glycerin untersuchte Präparate darstellen, findet es sich nicht. Hier war das Protoplasma der Spermatocyten etwas körnig und stark lichtbrechend, sodass die ungefärbten Nebenkörperchen in diesen Zellen vielleicht deshalb nicht zu sehen waren, weil sie sich zu wenig von dem Protoplasma abhoben.

Es ist mir nicht wahrscheinlich, dass das Nebenkörperchen während der Kernteilung verschwindet, um sich später wieder neu zu bilden, denn ich glaube es bei den mit Pikrocarmin gefärbten Kernen nie vermisst zu haben. Dies aber ist sicher, dass die in Fig. 68 bis 70 und 56 bis 58 abgebildeten Präparate nicht so zu deuten sind, als ob zwei anfangs getrennt vorhandene Nebenkörperchen zusammenfliessen, um eines zu bilden, ein Vorgang, welcher

dem Verhalten von Kernkörperchen entsprechen würde.[12]) Wollte man annehmen, dass nach der Kernteilung neben jedem Kern anfangs zwei Nebenkörperchen vorhanden wären, welche sich dann vereinigen, sodass Fig. 68 aus Fig. 69 entstünde, so müssten ja bei Fig. 58 in jedem der noch nicht völlig geteilten Spermatocyten im ganzen vier und nicht blos zwei Nebenkörperchen angetroffen werden.

IV. Umbildung der Samenzellen. Spermatogemmen mit Spermatiden. Nachdem die Vermehrung der Spermatocyten abgeschlossen ist, beginnt an der letzten Generation der Samenzellen, den Spermatiden, die Umwandlung in die Samenkörper.

Schwanzfaden. Die erste Veränderuug, welche sich jetzt zeigt, besteht in dem Hervorwachsen des Schwanzfadens. Dies ist wieder ein Umstand, dessen Klarstellung bei Branchiobdella viele Schwierigkeiten macht. Man sieht nämlich jetzt an jungen Spermatiden zwei runde, stark lichtbrechende Körperchen, die an Grösse anfangs gleich sind und etwa 0,001 mm im Durchmesser haben. Das eine davon ist das Nebenkörperchen, das andere besteht, wie sich herausgestellt hat, aus einer Ansammlung von dichterem Protoplasma an der Zellwand, da, wo der Schwanzfaden hervorwächst und soll im folgenden als „Bildungskörperchen des Schwanzfadens" bezeichnet werden. Nach langem Suchen habe ich ein Präparat gefunden, an welchem die Verhältnisse deutlich zu erkennen waren. Wie Fig. 113, Taf. XVIII, zeigt, war die eine Spermatide (links) im Profil zu sehen und die Verhältnisse ausserdem insofern günstig, als ein grösserer Zwischenraum zwischen Kern und Zellwand vorhanden war, der sonst gewöhnlich äusserst gering ist. Hier bemerkt man nun, der Zellwand anliegend, eine rundliche, stark lichbrechende Masse, aus welcher der noch kurze Schwanzfaden hervorwächst. Der Kontur des Kernes war auf der nach dem Schwanzfaden zu gelegenen Seite scharf abgegrenzt und es zeigte sich nichts, was darauf hingedeutet hätte, dass der letztere aus dem Kerne selbst seinen Ursprung nimmt. An der rechten, in schräger Stellung befindlichen Spermatide liess sich der Schwanzfaden über die Zelle hinweg bis zu dem runden Körperchen (*mi*) verfolgen, was bei der

[12]) Pfitzner, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkernes und seiner Teilung. Arch. f. mikr. Anat., XXII, pag. 623. — Strassburger, Die Kontroverse der indirekten Kernteilung. Arch. f. mikr. Anat. XXIII, pag. 265.

Feinheit des Fadens nicht oft gelingt. Leichter glückt dies noch an frischen Präparaten (Taf. XVII, Fig. 71 und 72).

Der aus der Spermatide hervorwachsende Faden ist anfangs sehr fein und ganz gerade; indem er sich verlängert wird er dann zugleich etwas dicker und erhält schwache schraubige Windungen, wie in Fig. 46. Diese stellt eine Spermatogemme von einem jungen, ausserordentlich durchsichtigen Tier dar, bei welchem die oben beschriebenen Details durch die Leibeswand hindurch mit voller Deutlichkeit zu erkennen waren. So lange die Schwanzfäden noch kurz sind, stehen sie an den Spermatogemmen nach allen Seiten hin (Fig. 52), später kommen sie sämtlich nach derselben Seite zu liegen (Fig. 46).

Verbindungsstück. Das Bildungskörperchen des Schwanzfadens (Fig. 113, *mi*) bleibt bei der weiteren Ausbildung der Spermatiden bestehen und behält auch seine ursprüngliche Grösse (Fig. 118, 119, 121). Anfangs getrennt vom Kern, legt es sich diesem bald dicht an, sodass es dann an Spermatiden, deren Membran durch künstlich ausgeübten Druck gesprengt wurde, als ein knopfförmiges Anhängsel des Kernes erscheint (Fig. 123). Es wird zum Verbindungsstück des reifen Samenkörpers und ist an gefärbten Präparaten vom hinteren Teil des Kopfstückes daran zu unterscheiden, dass es ungefärbt bleibt, während jenes sehr stark die Farbe annimmt (Fig. 123—135, *mi* $\frac{600}{1}$, Fig. 112, *mi* $\frac{900}{1}$).

Im Stadium der Fig. 113 sind die beiden in der Spermatide sichtbaren runden Körperchen sehr schwer zu unterscheiden, sodass man mit Recht die Frage aufwerfen kann, ob nicht etwa das, was ich Bildungskörperchen des Schwanzfadens nannte, dem Nebenkörperchen des Spermatocyts entspricht, dagegen das als Nebenkörperchen der Spermatide bezeichnete eine Neubildung darstellt. Dies ist aber sicher nicht der Fall, denn in Fig. 67 liegt das Nebenkörperchen dicht am Kern, von welchem aus es höchst wahrscheinlich entstanden ist, das Körperchen aber, aus welchem der Schwanzfaden hervorwächst, ist in Fig. 113 durch einen deutlichen Zwischenraum von ihm getrennt. Daraus scheint mir klar genug hervorzugehen, dass diese beiden nicht miteinander in Beziehung zu bringen sind und die Verhältnisse wirklich so liegen, wie ich sie dargestellt habe. Uebrigens zeigt auch das Nebenkörperchen meist ein wenig stärkeren Glanz als das Bildungskörperchen des Schwanzfadens, woran man

es bei einer sorgfältigen Vergleichung eines Spermatocyts mit einer im eben beschriebenen Stadium befindlichen Spermatide in letzterer wiedererkennen kann.

Einlagerungen stark lichtbrechender Kügelchen von eiweissartigen Reservestoffen. Hier muss ich nun noch auf einen Umstand aufmerksam machen, der sich für die Untersuchung recht störend erwiesen hat. Man trifft nämlich in frisch untersuchten Spermatiden ausser den eben erwähnten Gebilden (von denen das Nebenkörperchen, wie wir gleich sehen werden, zum Nebenkern wird) häufig auch noch Ansammlungen von Nahrungssubstanzen in Gestalt stark lichtbrechender kleiner Kugeln (Fig. 73 und 74, *np*). Zwischen diesen ist kaum das Nebenkörperchen, so lange es noch klein ist, herausfinden; an welcher Stelle sich aber der Schwanzfaden ansetzt, lässt sich nicht erkennen, da man diesen erst wahrnimmt, wenn er über den Umfang der Zelle heraustritt. Aus diesem Grunde wurde er in Fig. 73 und 74 ganz weggelassen. Doch sind zum Glück jene Einlagerungen nicht überall vorhanden. Mitunter sind sie nur klein, schwach lichtbrechend und grösstenteils zur Ernährung der Zelle aufgebraucht (Fig. 71 und 72), dann treten die anderen Gebilde deutlich hervor. Oft findet man auch die Spermatiden ganz frei von ihnen, und solche wurden natürlich hauptsächlich zur Untersuchung benutzt. An den gefärbten, in Glycerin untersuchten Präparaten bemerkte ich diese Reservestoffkügelchen fast nie, sie scheinen hier durch die Zubereitungsmethode dasselbe Lichtbrechungsvermögen wie das Zellprotoplasma angenommen zu haben oder werden vielleicht durch die zur Konservierung benutzten Reagentien gelöst.

Ausbildung des Nebenkörperchens zum Nebenkern. Die Fig. 114—118, welche vom Cytophor beim Präparieren losgetrennte Spermatiden darstellen, zeigen, wie das Nebenkörperchen (*n*) heranwächst bis es dem Kern an Grösse gleichkommt oder ihn gar noch ein wenig übertrifft. Sein Durchmesser vergrössert sich von 0,001 auf 0,007 mm. Es stellt nun den Nebenkern dar, welcher ebenfalls stark glänzend ist und sich dadurch auch schon an frischen Präparaten stets von dem matter erscheinenden Kern unterscheiden lässt (Fig. 73 und 74). Bei schwacher Einwirkung der Tinktionsmittel nimmt der Nebenkern gar keine Färbung an, der Kern aber färbt sich homogen oder lässt einzelne dunklere Körnchen in seinem

Innern erkennen. Auf mit Alauncarmin stärker gefärbten Schnittserien jedoch erscheinen das Nebenkörperchen und der spätere Nebenkern violett, aber viel schwächer als der Kern.

Umwandlung des Kernes in den hinteren Teil des Kopfstückes. Nun beginnt der Kern sich umzubilden, und zwar entsteht aus ihm der hintere Teil vom Kopfstück des Spermatosoms. Seine runde Form geht gewöhnlich zunächst in eine ovale über (Fig. 119). Dann wandelt er sich teilweise in ein kegelförmiges Gebilde um, welches dem Rest des Kernes ansitzt etwa, wenn man mir den Vergleich gestatten will, wie ein Fischembryo seinem Dottersack (Taf. XVII, Fig. 60 u. fgde). Das konische Gebilde zeigt eine klare, der Rest des Kernes eine körnige Masse in seinem Innern. Die Fig. 60 bis 65 stellen die Reihenfolge dieser Umwandlungen dar. Die hier abgebildeten Vorgänge halten nicht ganz gleichen Schritt mit der nachher zu beschreibenden Ausbildung des vorderen, schraubigen Teiles vom Kopfstück des Spermatosoms, sondern erfolgen bald schneller, bald langsamer als diese. Daher kommt es, dass die in Fig. 123—135 nach den Umbildungsstadien des letzteren zusammengestellten Bilder bald ein späteres, bald ein früheres Stadium des kegelförmigen hinteren Teiles zur Ansicht bringen. In Fig. 60 ist der Kern noch rund im optischen Längsschnitt statt oval, vielleicht war er etwas gequollen. Fig. 61 zeigt die kegelförmige und die körnige kuglige Portion des Kernes von der Seite. Die letztere schwindet immer mehr (Fig 62 bis 64), um endlich ganz in die erstere aufzugehen (Fig. 65). In Fig. 64 sieht man eine rund umschriebene dunklere Stelle, welche möglicherweise eine Oeffnung darstellt, durch welche der Rest des Kernes in das soweit abgeschnürte kegelförmige Stück aufgenommen wird. Da ich derartige Bilder aber nur selten fand, so ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass hier ein Artefakt vorliegt, welches unter dem Einfluss der Reagentien entstanden ist. Dasselbe gilt für den feinen Punkt im kegelförmigen Stück der Fig. 65. In stark gefärbten Spermatiden lässt der sich umwandelnde Kern auf dem Querschnitt eine dunkle Randschicht und ein helles, farbloses Centrum erkennen (Fig. 59, *k*). Das gleiche Bild zeigt sich auch noch an den reifen Spermatosomen, wo diese auf dünnen Schnitten zufällig quer getroffen sind.

Ausbildung des schraubenförmigen Teiles vom Kopfstück. Umwandlung des Nebenkernes. Die Bildung des

vorderen Teiles vom Kopfstück geschieht in höchst eigentümlicher Weise. Um hierüber ins klare zu kommen, müssen wir uns an solche Spermatiden halten, deren Membran durch den Druck des Deckgläschens oder durch andere Einflüsse bei der Präparation gesprengt wurde, sodass die in der Zelle dicht zusammen liegenden Teile sich ausbreiten konnten.

Zu der Zeit, wo der Nebenkern seine volle Ausbildung erreicht hat und der Kern anfängt sich umzuwandeln, trifft man beide durch einen kurzen Faden oder vielmehr Schlauch verbunden (Fig. 123, *sch*). Dieser wird immer länger (Fig. 124—126), indem er auf Kosten des Protoplasmas der Zelle wächst, welches verschwunden ist, sobald er seine völlige Ausbildung erreicht hat. Dabei erweitert sich sein Lumen und man bemerkt an ihm Andeutungen von Schraubenwindungen (Fig. 128—131, die in Fig. 129 dargestellte Form fand sich am häufigsten). In unverletzten Spermatiden umhüllt er die eine Hälfte des Nebenkerns in mehreren Windungen (Fig. 119—122). Endlich wird die Zellmembran gesprengt, der Schlauch streckt sich und je nachdem nun der kegelförmige Teil oder der Nebenkern am Cytophor hängen bleibt, erhält man das in Fig. 34 oder das in Fig. 35, Taf. XVII dargestellte Bild, welches man auch bei lebenden Tieren im Inneren des Hodensegmentes leicht zu Gesicht bekommt. Die Membran der Spermatide bleibt dabei vielleicht am Cytophor hängen; sie ist so zart und durchsichtig, dass man sie schon an den gesprengten Zellen (Fig. 123—131) nicht mehr wahrnehmen kann.

Der Samenkörper besteht also jetzt (Fig. 132): 1. aus dem Nebenkern, 2. dem von einer dünnen Membran gebildeten Schlauch, 3. dem aus dem Kern hervorgegangenen konischen Teil, 4. dem Verbindungsstück, welches aus dem Protoplasma der Zelle entstand und aus welchem 5. der Schwanzfaden hervorgesprosst ist.

An unzart behandelten Präparaten lösen sich die Nebenkerne leicht vom übrigen Spermatosom ab und schwimmen dann isoliert in der Untersuchungsflüssigkeit. Man erkennt an ihnen die Stelle, wo der Schlauch sich ansetzt, als einen kleinen hellen Fleck (Fig. 98, *x*).

Der Schlauch ist mit einer völlig durchsichtigen Flüssigkeit gefüllt. In diesen dringt nun die stark lichtbrechende Substanz des Nebenkernes hinein (Fig. 133—135), wobei die Flüssigkeit ohne Zweifel durch die Wand des Schlauches hindurch verdrängt wird. Der Nebenkern behält seine kuglige Gestalt, während er immer mehr

an Grösse abnimmt. Am ausgebildeten Spermatosom ist er ganz in den schraubig gedrehten Schlauch aufgenommen (Fig. 36).

Auflösung des Cytophors. Jetzt, oder mitunter auch schon im Stadium der Fig. 132, lösen sich die Spermatosomen vom Cytophor ab. Dieser schwimmt noch einige Zeit zwischen den anderen Samenelementen in der Leibeshöhle (wie ich dies hin und wieder bei lebenden Tieren zu beobachten Gelegenheit hatte) und löst sich dann bald auf, nachdem sich zuvor reichlich Vakuolen in ihm gebildet haben. Die Auflösung wird wohl dadurch beschleunigt, dass nach der Ablösung der Samenkörper eine offene Verbindung zwischen Protoplasma des Cytophors und der Leibeshöhlenflüssigkeit durch jene Oeffnungen hergestellt wird, welche früher eine Kommunikation zwischen ihm und den ansitzenden Zellen vermittelten (Fig. 77, *co*). Die Membran des Cytophors muss infolgedessen jetzt siebartig durchlöchert sein. Da ich verhältnismässig selten isolierte Cytophoren im Hodensegment der Branchiobdella freischwimmend fand, so scheint es mir, dass ihre Auflösung häufig schon beginnt, sobald die Spermatiden gesprengt sind und die Spermatosomen sich gestreckt, aber noch nicht völlig abgelöst haben, also schon in dem in Fig. 34 und 35 dargestellten Stadium.

V. Reife Spermatosomen. Gewöhnlich bleiben die an einer Spermatogemme zusammen ausgebildeten Spermatosomen noch eine Zeit lang in Form einer Garbe zusammen, Kopf neben Kopf und Schwanz neben Schwanz. Allmählich gelangen dann diese einzelnen Büschel, ebenso wie die vereinzelten Spermatosomen in den hinteren Teil des Hodensegmentes, wo sie, mit den Köpfen voran, vor die Wimpertrichter zu liegen kommen, durch welche sie bei der Begattung in die ausleitenden Apparate befördert werden.

Dass die Samenkörper junger und erwachsener Branchiobdellen verschiedene Grösse haben, ist schon an einer anderen Stelle ausführlicher besprochen worden,[13]) ebenso dass sich geringe Abweichungen in der Gestalt bei den kleineren Varietäten von Branchiobdella finden. Der schraubige Teil des Kopfstückes misst 0,03—0,09, der kegelförmige 0,005—0,008, der Schwanzfaden 0,175—0,300 mm. Die Fig. 36—38 geben die Abbildungen von Spermatosomen einer erwachsenen, einer noch nicht ganz und einer erst halb erwachsenen

[13]) Pag. 64 dieses Bandes.

Branchiobdella astaci ($\frac{600}{1}$).*) Auch bei B. parasita haben die Samenfäden dieselbe Gestalt und Grösse wie die hier abgebildeten. Die von B. pentodonta gleichen dem in Fig. 38 dargestellten, nur sind sie nach der Spitze zu nicht selten ein wenig dünner, sodass sie sich dadurch der in Fig. 39 dargestellten Form nähern, welche ein Spermatosom von B. hexodonta darstellt. Hier ist das Kopfstück spindelförmig, doch findet es sich nicht häufig so auffallend zugespitzt, wie das hier der Deutlichkeit wegen für die Abbildung ausgewählte. Fig. 105, Taf. XVIII zeigt einen Samenkörper von B. astaci, wie ich deren hin und wieder vereinzelt unter den cylindrischen (Fig. 132—135 und 36, Taf. XVII) fand. Das Kopfstück ist nach vorn ebenfalls stark verjüngt, trotzdem es beinahe fertig ausgebildet ist. Hier ist also ausnahmsweise ein Entwicklungsstadium, wie das in Fig. 129 dargestellte, längere Zeit beibehalten worden.

Im lebenden Tier oder in vollständig indifferenten Flüssigkeiten sind die Spermatosomen von Branchiobdella unbeweglich. Nur im Receptaculum seminis einer B. hexodonta sah ich einmal ganz vereinzelte sich zitternd hin und her bewegen, während die Mehrzahl jedoch vollkommen ruhig war. In stark verdünnten oder zu konzentrierten Untersuchungsflüssigkeiten aber nimmt man eine lebhafte Bewegung wahr, an der nicht bloss der Schwanzfaden, sondern auch das Kopfstück sich beteiligt. Dieselbe besteht in welligen Krümmungen, die über den ganzen Samenkörper hinlaufen, verbunden mit einem schwachen Zittern in der Gegend des kegelförmigen Teiles. Auch hinter dem Kopf abgerissene Schwanzfäden bewegten sich in 1 % Salzlösung. Betrachtet man eine lebende Branchiobdella von der Bauchseite, so findet man allerdings auch hier einen grossen Teil der Spermatosomen im hinteren Teil des Hodensegmentes in Bewegung, die aber keine eigene ist, sondern ihnen durch die hin und her schwingenden Flimmerhaare der beiden Wimpertrichter mitgeteilt wird.

Litteraturangaben. Da ich nicht Gelegenheit gehabt habe, zum Vergleiche mit den bei Branchiobdella gefundenen Thatsachen die Spermatogenese anderer Tiergruppen aus eigener Anschauung kennen zu lernen, so halte ich mich nicht für befugt, aus gewissen, mit den bisherigen Erfahrungen nicht ganz im Einklange stehenden Eigentümlichkeiten bei der Samenbildung von Branchiobdella ohne

*) Durch ein Versehen des Lithographen sind die Windungen am Kopfstück der Fig. 38 zu eng dargestellt worden.

weiteres allgemeine Schlüsse zu ziehen. Ich beschränke mich daher hauptsächlich auf die Besprechung der Arbeiten über die Spermatogenese nahe verwandter Tiere, um im übrigen nur einige solche Fälle hervorzuheben, wo sich wegen einer nahe liegenden Uebereinstimmung mit den an anderen Tierklassen gemachten Beobachtungen neue Gesichtspunkte für weitere Untersuchungen zu ergeben scheinen.

In den Hauptzügen geht die Entwicklung der Samenelemente von Branchiobdella in derselben Weise vor sich, wie sie von Lumbricus und von Tubifex durch Blomfield[14]) und Nasse[15]) beschrieben wird, nur treffen wir am Schluss, bei der Ausbildung der Samenkörper, auf Vorgänge ganz eigentümlicher Art, wie sie bis jetzt an anderen Tieren noch nicht beobachtet worden sind.

Hoden. Die Vermutung Dorner's,[16]) dass die von ihm bei jungen Branchiobdellen gefundenen „zwei drüsigen Körperchen, die mit einem kurzen Stiel zu beiden Seiten des Darmes an dem Dissepiment befestigt sind“, die Hoden des Tieres bilden, hat sich, wie wir sahen, bestätigt.

Das was ich über den Bau des Hodens von Branchiobdella angeführt habe, stimmt mit dem überein, was Nasse über den Hoden von Tubifex anführt. Auch dieser besteht aus scharf umgrenzten Zellen[17]) und nicht aus einer gemeinsamen Protoplasmamasse mit darin eingebetteten Kernen, wie man früher angenommen hatte.

Eine den Hoden umhüllende Membran ist bei Tubifex nach Nasse nicht vorhanden. Auch Blomfield sagt in Bezug auf den Regenwurm, dass eine Umhüllung von normalem Peritonaealepithel am Hoden nicht zu existieren scheine, während sie am Eierstock desselben Tieres unzweifelhaft nachzuweisen sei. Der Hoden des Regenwurms ist nach ihm eine lokale Umbildung des Peritonaeums und eine Grenzlinie zwischen gewöhnlichen Epithelzellen der Leibeshöhle und denen, welche die Substanz des Hodens bilden, nicht zu bestimmen. Bei Branchiobdella fand ich schon an dem eben aus

[14]) Blomfield, On the development of the Spermatozoa. Part. I. Lumbricus. Quarterly Journ. of Microscopical Science. New Series XX, 1880, pag. 82.

[15]) Nasse, Beiträge zur Anatomie der Tubificiden. Inaugural-Dissertation. Bonn 1882, pag. 19.

[16]) Dorner, Ueber die Gattung Branchiobdella Odier. Zeitschr. f. wiss. Zool. XV. 1865, pag. 484.

[17]) Nasse (siehe Anm. 15), Taf. II Fig. 16.

dem Cocon geschlüpften Tier die geringe Anzahl von Zellen, aus welchen der Hoden bestand, deutlich vom Peritonaeum gesondert, das sie in Gestalt einer dünnen Membran umgab.

Maulbeerförmige Kernteilungen, durch welche die Kerne direkt in eine grössere Anzahl von Tochterkernen zerfallen, haben v. la Valette St. George[18]) und Nussbaum[19]) an den Spermatogonien der Wirbeltiere, Max v. Brunn[20]) an den „Samenmutterkernen“ (Spermatogonien) der Mollusken beschrieben. Auch Edouard van Beneden und Julin[21]) halten es für höchst wahrscheinlich, dass die Vermehrung der „spermatomères“ (Geschlechtszellen) und ebenso der aus diesen hervorgehenden Zellen, der Spermatogonien, bei Ascaris megalocephala auf direktem Wege durch Knospung vor sich gehe. Die Einzelheiten dieser Vorgänge sind jedoch noch nicht sichergestellt und in seiner jüngsten Abhandlung lässt es Nussbaum[22]) unentschieden, ob die Maulbeerform der Kerne eine direkte Kernteilung einleite, oder nur in gewissen Fällen ein Anfangsstadium der indirekten Kernteilung darstelle. Für Branchiobdella gilt entschieden nur das letztere, denn es liess sich keine Spur von einem wirklichen Zerfall des Kernes in eine Anzahl von Tochterkernen wahrnehmen. Es kommen übrigens hier maulbeerförmige Kerne nur an den Geschlechtszellen, nicht an den Spermatogonien vor.

Die direkte Kernzerschnürung in den Spermatogonien von Salamandra wird von Flemming in Abrede gestellt.[23]) Nussbaum[24]) fand neuerdings bei Rana fusca dicht neben maulbeerförmigen Kernen solche im Beginn der Fadenmetamorphose, also

---

[18]) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Archiv für mikr. Anatomie, XII, 1876, pag. 802.

[19]) Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. für mikr. Anatomie, XVIII, 1880, pag. 8.

[20]) Max v. Brunn, Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. für mikr. Anat. XXIII, 1884, pag. 447.

[21]) Edouard van Beneden et Charles Julin, La spermatogenèse chez l'Ascaride mégalocéphale. Bruxelles 1884. (Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique. 3 sér. tome VII, No. 4, 1884), pag. 16.

[22]) Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. für mikr. Anat. XXIII, 1884, pag. 194.

[23]) Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, II. Arch. für mikr. Anat. XVIII, 1880, pag. 235.

[24]) (Siehe Anm. 22.) Taf. XI, Fig. 51.

ein ganz ähnliches Verhalten, wie ich es auf Taf. XVI, Fig. 26 von Branchiobdella abgebildet habe.

Man sollte meinen, dass die unregelmässige Form der Kerne eine Folge amöboider Bewegungen derselben wäre, aber Nussbaum[25]) berichtet, dass es ihm an isolierten maulbeerförmigen Kernen der Spermatogonien von Rana und Bombinator auch bei höheren Temperaturen nicht gelungen ist, Bewegungserscheinungen wahrzunehmen. Dagegen sind von Flemming[26]) an den „Kernen mit eingebuchteten Konturen" in der Schwanzflosse der lebenden Salamanderlarve langsame Gestaltveränderungen beobachtet worden. Bei Branchiobdella liess sich über das Verhalten der maulbeerförmigen Kerne der Sexualzellen am lebenden Tier nichts feststellen, weil ihre Umrisse nicht deutlich zu erkennen sind.

Die Abtrennung der Spermatogonien vom Hoden ist bereits von Dorner gesehen worden. Er bemerkt bei der Besprechung der den Hoden darstellenden „drüsigen Körperchen", welche er bei jungen Branchiobdellen sah (l. c. pag. 484): „Ich glaube nun mehrmals gesehen zu haben, dass sich einzelne Zellen von diesem Körperchen ablösten, sodass hier, wenn nicht der eigentliche Hoden, so doch der ursprüngliche Entwicklungsherd der Samenzellen vermutet werden darf." Die genauere Beschreibung desselben Vorganges bei Tubifex, welche Nasse (l. c. pag. 17) giebt, gilt auch für Branchiobdella. „In seinem vorderen Teile ist der Hoden kompakt, die Zellen sind blass und daher schwer zu unterscheiden. Im hinteren Teile hängen die Zellen etwas lockerer zusammen und sind daher leichter abzugrenzen. Oft findet man auch am äussersten Ende Zellen, die grade im Begriff zu sein scheinen, sich los zu lösen . . . Weiter geht die Entwicklung im eigentlichen Hoden nicht; die Spermatogonien fallen vielmehr ab." Auch beim Regenwurm sind die Verhältnisse ganz entsprechend, doch sollen nach Blomfield (l. c. pag. 80) hier die Spermatogonien oft so lange am Hoden hängen bleiben, dass sie sich erst nach weiterer Teilung als vielzellige Spermatogemmen ablösen. Dieser Punkt erfordert meiner Ansicht nach jedoch noch eine genauere Untersuchung. An der

[25]) Nussbaum, Fortgesetzte Untersuchungen, betreffend die Kern- und Zellteilung. Sitzungsberichte der niederrhein. Gesellschaft in Bonn, 1883, pag. 190.

[26]) Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, I. Arch. für mikr. Anat. XVI, 1879, pag. 314.

Abbildung, welche Blomfield l. c. Taf. VI, Fig. 1 vom Hoden giebt, ist leider sehr wenig zu sehen. Die anscheinend am Hoden befestigten Spermatogemmen lagen vielleicht im Präparat nur dicht daneben, ohne wirkliche Verbindung mit ihm. Bei Branchiobdella fand auch ich öfters die verschiedensten Entwicklungsstadien am isolierten Hoden haftend, da bei erwachsenen Tieren im Hodensegment alle Elemente dicht zusammengedrängt sind und dann beim Entfernen aus der Leibeshöhle vieles nicht zusammengehörige aneinander hängen bleibt, wenn die Flüssigkeit der Leibeshöhle gerinnt und als Bindemittel wirkt.

Es wurde oben S. 314 beschrieben, dass von einer Geschlechtszelle aus successive eine ganze Anzahl von Spermatogonien gebildet werden, indem nach der Ablösung der ersten der Kern der Geschlechtszelle sich wieder teilt, um eine zweite zu bilden und so fort. Würde der kurze Stiel, welcher die Verbindung zwischen Geschlechtszelle und Spermatogonie bildet, nicht durchgerissen, sobald letztere fertig ausgebildet ist, so entstünden Ketten von Spermatogonien; ein Vorgang, welcher unter Umständen zur Erklärung gewisser bei Wirbeltieren gemachten Beobachtungen herangezogen werden dürfte, von welchen v. la Valette St. George[27]) derartige Zellsprossen und Zellketten beschreibt.

Hier ist auch noch die von Ray Lankester aufgestellte und von Blomfield[28]) veröffentlichte Theorie zu erwähnen, wonach dem grossen Kern, welcher bei Wirbeltieren und Mollusken am Fusse des Samenbüschels liegt, bei Anneliden der Kern einer am Hoden sitzen bleibenden Zelle entspricht. Die Beziehung der Spermatogonie, aus welcher das Samenfadenbüschel entsteht, zu jener unverändert zurückbleibenden Schwesterzelle konnte bei Branchiobdella deutlich nachgewiesen werden (Schema Taf. XVI, Fig. 23, *sg* u. *gz*). Bei Betrachtung der degenerierten Samenelemente desselben Tieres werden wir sehen, dass beide in gewissen Fällen auch bei Würmern dauernd in engerer Verbindung bleiben (Schema Fig. 24).

Dass die Spermatocyten sich durch fadenförmige Kernteilung (Karyomitose) vermehren ist von Nasse an Essigsäure- und Chromsäure-Präparaten (l. c. Taf. II, Fig. 21 und 22) gezeigt worden,

---

[27]) Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, 1871, I, pag. 528.

[28]) Blomfield, The general features of the development of the Spermatozoa in the Vermes, Mollusca and Vertebrata. Zool. Anz. III, 1880, pag. 67.

welche Kerne in verschiedenen Teilungsstadien darstellen. Sehr deutliche Kernfiguren erhielt ich bei Branchiobdella durch Färbung mit Grenachers Alauncarmin.

Nach Nasse treten an den Spermatocyten von Tubifex infolge der Kontraktilität ihres Protoplasmas amöboide Formveränderungen ein. An denen der Branchiobdella habe ich bei der Beobachtung des frischen Materiales nie etwas derartiges wahrgenommen.

Was die Entstehung der Spermatogemmen betrifft, so meinten v. Kölliker[29]) und Dorner, dass im Innern von Mutterzellen zahlreiche kleinere Zellen sich bilden, welche, nachdem sie an den Rand der ersteren gerückt sind, sich in die Samenkörper umwandeln; eine Annahme, zu der sie dadurch geführt wurden, dass bei der Präparation der Samenelemente der Cytophor leicht breit- und dabei die Spermatocyten in die weiche Masse hineingedrückt werden. Die gleiche Ansicht wird noch neuerdings von Perrier[30]) und von Cosmovici[31]) in Bezug auf andere Anneliden vertreten, indem von diesen Forschern eine Hülle beschrieben wird, welche anfangs die maulbeerförmigen Spermatogemmen umgiebt. Blomfield fand beim Regenwurm und Nasse bei Tubifex ebensowenig eine Hülle wie ich bei den normal entwickelten Spermatogemmen von Branchiobdella.

Betreffs der ersten Entwicklungsstadien der Spermatogemmen und die Entstehung des Cytophors bin ich zu anderen Resultaten gekommen als die letzten beiden Beobachter. Ueber den Cytophor findet sich bei Blomfield (pag. 84) folgendes: „It is in this stage (nämlich der achtzelligen Spermatogemme) that there ih frist any indication that, as the spermatoblasts (Spermatocyten) are being formed, a slight quantity of protoplasm is being left in the centre of the generating polyblast (Spermatogemme), which, as development proceeds, will form a cushion on which the sperm rods may rest.“ Nasse (l. c. pag. 20) sah bei Tubifex einen centralen Protoplasmarest erst an Spermatogemmen mit 25 bis 30 Spermatocyten. Ich konnte zeigen, dass der Cytophor nicht erst bei der Teilung der Spermatogonie in Spermatocyten, sondern bereits bei ihrem Ablösen

---

[29]) Kölliker, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. Berlin 1841, pag. 18.

[30]) Perrier, Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. IV. Pontodrilus. Archives de zoologie expérimentale et générale, IX, 1881, pag. 231.

[31]) Cosmovici, Sur les organes segmentaires et les glandes génitales des Annélides polychaites sédentaires. Comptes rendus. Ac. Sc. Paris, t. 88, pag. 395.

vom Hoden infolge einer unvollkommenen Zellteilung seine Entstehung nimmt. An den Abbildungen, welche v. la Valette St. George in Strickers Handbuch (1871, pag. 528) von vierzelligen Spermatogemmen der Piscicola giebt, ist der Cytophor bereits deutlich zu erkennen. Da aber hier eine Entstehung der Spermatogemmen durch Knospen- und Sprossbildung angenommen wird, ist der kleinen Protoplasmakugel, welche die einzelnen Zellen zusammenhält, keine weitere Bedeutung beigemessen worden.

Wenn Blomfield im Zwei- und Vierteilungsstadium der Spermatogemmen den Cytophor nicht sah, so liegt dies wohl daran, dass die Samenelemente des Regenwurms nicht so bequem isoliert und so schnell unter das Mikroskop gebracht werden können als diejenigen der Branchiobdella. Genau dieselben Bilder, wie sie Blomfield von Spermatogemmen des Regenwurmes giebt (l. c. Taf. VII, Fig. 16 bis 36), erhielt auch ich anfangs häufig bei Branchiobdella, wenn die zugesetzten Konservierungs- und Färbemittel etwas zu stark eingewirkt hatten. Dabei muss ich noch auf eine Form aufmerksam machen, welche auch von Nasse als die häufigere bei Tubifex gefunden wurde und in folgender Weise beschrieben wird (pag. 19): „Auffallend war mir, dass die Spermatogemmen, frisch in Jodserum gebracht, sehr verschieden aussehen. Meist sind die Spermatocyten dann nicht von einander abgegrenzt; der ganze Haufen zeigt einen scharfen, gekerbten Rand und im Innern manchmal eigentümlich aussehende, radiär gestellte Lücken, die wohl den Grenzen der Spermatocyten entsprechen mögen und in der Zeichnung von Blomfield (Taf. VII, Fig. 28) naturgetreu dargestellt sind. Bisweilen aber sind die Spermatocyten deutlich abgegrenzt und hängen nur locker, wie Beeren an einem Stiel zusammen.“ Jene Spermatogemmen mit undeutlich abgegrenzten Spermatocyten fanden sich anfangs auch in meinen Präparaten häufig, wurden aber immer seltener, je besser mir die Konservierung der Samenelemente gelang und nur die von mir auf Taf. XVII, Fig. 45 abgebildeten kleinen, nicht mehr als achtzelligen Spermatogemmen ganz junger Tiere liessen mitunter keine deutlichen Zellgrenzen erkennen, auch wenn sie völlig unversehrt in der Leibeshöhle der lebenden Branchiobdella beobachtet wurden.*)

*) Der Lithograph hat die in meiner Zeichnung nur ganz schwach angedeuteten Grenzlinien zwischen den Zellen der Fig. 45 ausgezogen, wodurch die Darstellung dieser Spermatogemme fehlerhaft geworden ist.

Durch die Klarstellung der ersten Entwicklungsstadien des Cytophors wird die Annahme Blomfields widerlegt, dass derselbe eine wirkliche, aber kernlose Zelle darstelle. Die Behauptung Perriers (29, pag. 231), dass sich im Cytophor von Pontodrilus ein Kern vorfinde, muss ich in Zweifel ziehen, um so mehr, als ich die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen halte, dass bei der Untersuchung des frischen Objektes eine Täuschung durch Vakuolen stattgefunden hat, welche bei Pontodrilus wohl ebenso wie bei Branchiobdella im Cytophor sich finden werden.

Auch bei Turbellarien ist ein Cytophor vorhanden, wie aus der Beschreibung von Graffs[32]) hervorgeht. Die Entstehung desselben ist hier noch nicht sicher gestellt. Nach v. Graff bleibt ein Rest der Spermatogonie bei ihrem Zerfall in Spermatocyten nicht übrig; doch muss ich hierzu bemerken, dass ich auch bei Branchiobdella an gefärbten Spermatogemmen in dem von v. Graff auf Taf. XVI, Fig. 11 abgebildeten Stadium oft den Cytophor nur undeutlich habe erkennen können, weil er da meist noch ziemlich klein und kaum gefärbt ist.

Die Entstehung des Cytophors bei Ascaris megalocephala, wie sie in der kürzlich erschienenen Arbeit von Edouard van Beneden und Julin[33]) eingehend beschrieben wird, ist eine andere, als die von mir an Branchiobdella beobachtete, was nicht weiter auffallen kann, da ja auch die Gestalt des Cytophors und der Spermatogemme in beiden Fällen ganz verschieden ist. Bei Ascaris megalocephala, wo die entwickelte Spermatogemme nur vier Spermatocyten besitzt, entsteht der Cytophor während der ersten Teilung der Spermatogonie. (Bei Branchiobdella schon früher, beim Ablösen derselben vom Hoden). Auch bei Ascaris findet ein von den gewöhnlichen Zellteilungsvorgängen abweichender Prozess statt, der zu einer unvollkommenen Abschnürung der neu entstandenen Zellen führt, sodass die Spermatocyten mit ihren kegelförmigen cytophoralen Teilen aneinander befestigt bleiben. Lösen sich die Zellen später ab, so bleibt ein aus

[32]) v. Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig 1882, pag. 160 u. 161, wo auch die früheren Beobachtungen von Claparède, Jensen und Hallez angeführt sind.

[33]) Siehe No. 21, pag. 25 u. 26. Ausserdem: Edouard van Beneden, Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de Biologie, tome IV, Pl. XIX, ter. Fig. 16—20.

vier kleinen, mit den Spitzen zusammenhängenden Kegeln bestehender Cytophor zurück.[34])

Entwicklung der Spermatogemmen. Nach Blomfield teilen sich die Spermatogemmen des Regenwurmes auf einem gewissen Stadium. Die beiden Hälften fallen auseinander und runden sich jede für sich zu einer Kugel ab; an gewissen Spermatogemmen aber unterbleibt die Teilung und diese behalten dann eine ovoide Gestalt. Bei Branchiobdella kommt eine solche Teilung nicht vor, trotzdem finden sich auch hier sowohl kuglige als ovoide Spermatogemmen. Nach seinen Untersuchungen an Tubifex hält auch Nasse es für unwahrscheinlich, dass die verschiedene Form der Spermatogemmen daher rühre, dass die einen sich früher geteilt haben, die anderen nicht.

In den oben citierten Arbeiten von v. Kölliker und Dorner finden sich bei der Beschreibung der Spermatogemmen von Branchiobdella einige Ungenauigkeiten, welche zu berichtigen ich durch die besseren uns jetzt zur Verfügung stehenden Instrumente leicht instandgesetzt wurde. Die Umbildung der Spermatiden zu Spermatosomen geht bei allen an einer Spermatogemme befindlichen Zellen gleichmässig vor sich. Spermatogemmen, an welchen nur einzelne Zellen Schwanzfäden gebildet haben, die andern noch keine Andeutung davon zeigen, wie sie Dorner Fig. 16 abbildet, fand ich nicht. Ebensowenig sah ich die von Kölliker (pag. 19) beschriebenen Spermatogemmen, an welchen auf der einen Seite die Spermatiden schon völlig in Samenfäden umgewandelt sind, auf der entgegengesetzten Seite aber noch einfache Zellen darstellen, während in der Mitte sich die Uebergänge zwischen beiden finden; eine Darstellung, welche ohne Zweifel auf einer irrtümlichen Deutung des von mir in Fig. 35 abgebildeten Stadiums beruht. Spermatogemmen ohne die centrale Protoplasmakugel, wie sie ebendort beschrieben werden, kommen nicht vor.

Die Entstehung des Schwanzfadens aus einer Ansammlung von Protoplasma am Rande der Zelle wurde auch von Blomfield beim Regenwurm (pag. 85) und von Nasse bei Tubifex (pag. 20) beobachtet.

[34]) Munk, Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. für wiss. Zoologie, IX, 1858, pag. 386.

Nebenkörperchen und Nebenkern. Der an den Spermatosomen der Branchiobdella hängende Nebenkern wurde von v. Kölliker und Dorner gesehen, aber als Rest der Samenzelle gedeutet.

Die direkte Umwandlung eines schon in der Spermatogonie und dem Spermatocyt neben dem Kern gelegenen Körpers in den Nebenkern der Spermatide ist bis jetzt bei anderen Tieren noch nicht beobachtet worden. Bei Astacus, wo in der reifen Samenzelle ein Nebenkörper sich findet, wurde von Grobben[35]) auch im Spermatoblast (der Spermatogonie) ein wahrscheinlich aus dem Kern hervorgehender Körper gefunden. Dieser verschwindet jedoch bald wieder und ist kein Zusammenhang zwischen ihm und dem Nebenkörper vorhanden.

Max v. Brunn (20, pag. 458) ist geneigt, die selbständige Existenz des Nebenkörpers als eines vom Kern unabhängigen Gebildes und seinen Anteil an der Bildung des Samenkörpers überhaupt zu bezweifeln. Dass er darin zu weit geht, zeigen die vorliegenden Beobachtungen an Branchiobdella, wo ja der Nebenkern den grössten Teil des Kopfstückes liefert.

Ich unterlasse es hier, auf die umfangreiche Litteratur über die bei der Samenentwicklung neben dem Kern auftretenden Differenzierungen im Protoplasma der Zelle einzugehen, da dieselbe bereits in den vor kurzem erschienenen Arbeiten von Nussbaum (siehe Anm. 22, Arch. für mikr. Anat. XXIII, pag. 198) und Max von Brunn (Anm. 20, Arch. für mikr. Anat. XXIII, pag. 457) besprochen worden ist, und mache nur darauf aufmerksam, dass man unter der allgemeinen Bezeichnung „Nebenkörper" offenbar Dinge ganz verschiedener Art zusammenfasst.[36]). Dass man diese nicht genau unterschieden hat, gab schon häufig zu Missverständnissen Veranlassung. Wie leicht dies möglich ist, wird einleuchten, wenn ich darauf hinweise, dass in den Spermatiden von Branchiobdella allein dreierlei leicht mit einander zu verwechselnde, stark lichtbrechende Körperchen vorhanden sind: das Nebenkörperchen, die

[35]) Grobben, Beiträge zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dekapoden. Arbeiten aus dem zool. Institut der Universität Wien, I, 1878, pag. 27 und 37.

[36]) Man vergl. hierüber auch: Strassburger, Ueber den Teilungsvorgang und das Verhältnis der Kernteilung zur Zellteilung. Arch. für mikr. Anat. XXI, 1882, pag. 506.

kuglige Ansammlung von Protoplasma, aus welcher der Schwanzfaden entsteht und drittens Einlagerungen von Reservestoffen. Damit ist aber die Zahl der überhaupt während der Samenentwicklung neben dem Kern auftretenden Gebilde durchaus noch nicht erschöpft. So geht z. B. bei Säugetieren die vergängliche Kopfkappe[37]) des Spermatosoms aus einer Protoplasmaanhäufung am Kern der Spermatiden hervor. In anderen Fällen wieder verschwindet ein anfangs neben dem Kern vorhandenes Körperchen, wie das oben erwähnte, von Grobben in den Spermatogonien von Astacus beobachtete. Vergleicht man schliesslich die Angaben über das Verhalten des Nebenkörpers gegen Färbemittel, so sieht man, dass oft selbst da, wo man den gleichen Körper vor sich zu haben glaubt, seine Eigenschaften durchaus verschieden sind. Bei Paguristes maculatus z. B. (Grobben l. c. pag. 34) verhalten sich Kern und Nebenkörper grade umgekehrt wie bei Branchiobdella; bei ersterem färbt sich der Nebenkörper am stärksten, bei Branchiobdella der Kern.

Hier ist es also nötig, eine Sichtung vorzunehmen und bei jedem einzelnen Nebenkörper zu untersuchen, zu welcher Kategorie er gehört. Es dürfte sich empfehlen, mit „Nebenkörperchen und Nebenkern" nur solche Bildungen zu bezeichnen, welche sich, wie bei Branchiobdella, am Aufbau des Kopfstückes vom Spermatosom beteiligen, und von diesen die anderen als „Bildungskörperchen der Kopfkappe" und „Bildungskörperchen des Schwanzfadens" zu unterscheiden. Diesen würden dann wieder die Sekretkörperchen (Strassburger, 35, pag. 502), die Reservestoffkörperchen u. s. w. gegenüberzustellen sein.

Die sonderbare Umwandlung des Nebenkernes in den vorderen Teil des Kopfstückes vom Samenkörper der Branchiobdella steht bis jetzt ohne Beispiel da. Vielleicht werden sich aber bei Arthropoden Vorgänge nachweisen lassen, welche mit den obigen zusammengestellt werden können. In dieser Beziehung möchte ich auf die Abhandlung von v. la Valette St. George über die Spermatogenese der Isopoden[38]) hinweisen. Hier findet sich ein Nebenkörper in den

[37]) v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. für mikr. Anat. III, 1867, pag. 265. — A. v. Brunn, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper. Arch. für mikr. Anat. XII, pag. 528.

[38]) Liber Baro de la Valette St. George, Commentatio anatomica de isopodibus. Bonner Programm 1883, pag. 10, Tab. II, Fig. 37—40.

Spermatocyten und die Samenkörper hängen während ihrer Ausbildung vorn durch einen feinen Faden mit einem runden Körper zusammen, welcher allmählich verschwindet.

Ausgebildetes Spermatosom. In meinem Aufsatze über die Varietätenbildung bei Branchiobdella habe ich den kegelförmigen Teil des Samenkörpers als Mittelstück bezeichnet. Dies ist aber nicht richtig, sondern wenn das von Schweigger-Seidel aufgestellte Gesetz, wonach der Kopf aus dem Kern und das Mittelstück aus der modifizierten Zellsubstanz seine Entstehung nimmt, auch auf die kompliziert gebauten Spermatosomen von Branchiobdella Anwendung finden soll, gehört dieser Teil zum Kopf und die kleine Verdickung an der Basis des Schwanzfadens ist das eigentliche Mittel- oder Verbindungsstück.

Was die Zusammensetzung des Kopfes aus zwei ganz verschiedenartigen Teilen zu bedeuten haben mag, kann nur durch eine eingehende Untersuchung über die Schicksale des Samenkörpers nach seinem Eindringen in das Ei aufgeklärt werden. Nach Flemming (23, pag. 248) bildet sich bei Wirbeltieren der Kopf des Spermatosoms nur aus dem Chromatin, der färbbaren Substanz des Kernes. Bei Branchiobdella verringert sich das Volumen des Kernes, wenn er sich in den kegelförmigen Teil umwandelt und er nimmt eine intensivere Färbung an wie früher; ein Zeichen, dass jedenfalls auch hier das Achromatin verschwindet. Aber was aus der Umwandlung des Kernes hervorgeht, ist bei Branchiobdella der bedeutend kleinere Teil des Kopfstückes, die Hauptmasse desselben besteht aus der sich nicht färbenden, stark lichtbrechenden Substanz, welche der Nebenkern liefert. Diese entspricht jedenfalls dem stark lichtbrechenden Teil an den Spermatosomen von Ascaris megalocephala, welcher nach Nussbaum (22, pag. 207) bei der Befruchtung eine ganz unwesentliche Rolle spielen soll, indem er gewöhnlich vor dem Eindringen des Samenkörpers in das Ei abgeworfen werde, ohne dass derselbe dadurch seine befruchtenden Eigenschaften einbüsse. Dem widersprechen jedoch van Beneden und Julin (21, pag. 30) auf das Bestimmteste. Mag die Funktion dieses Teiles sein, welche sie wolle, jedenfalls ist er bei Ascaris sowohl wie bei Branchiobdella zur Befruchtung notwendig, denn es ist nicht einzusehen, dass die komplizierten Vorgänge bei der Ausbildung desselben bloss dazu

dienen sollten, ein überflüssiges Anhängsel des Spermatosoms zu liefern.

Vielleicht liegt bei Branchiobdella nur ein extremer Fall einer im ganzen Tierreich verbreiteten Erscheinung vor, da ja bei der Reifung des Samenkörpers durchgehends eine mehr oder minder vollkommene Umwandlung der Substanz des Kopfstückes in eine stark lichtbrechende Masse eintritt. Hier würde dann allerdings in höchst auffallender Weise dieser Prozess schon sehr frühzeitig, nämlich in der Spermatogonie eingeleitet werden und statt im Kerne selbst, am Nebenkörperchen vor sich gehen, welches wahrscheinlich ein aus jenem herausgetretener Teil des Inhaltes ist. Letzteres ist freilich nur eine Vermutung, denn es konnte von mir über den Ursprung des Nebenkörperchens wegen des zu ungünstigen Objektes nichts beigebracht werden. Es scheint mir aber wenigstens der Umstand dafür zu sprechen, dass bei Branchiobdella die Nebenkörperchen stets, auch bei der Teilung, dicht an den Kernen liegen bleiben und dass in den Spermatiden der Nebenkern bereits im frühesten Stadium durch einen zarten, fadenförmigen Schlauch, welcher an der Berührungsstelle sich entwickelt, mit dem Kerne verbunden ist.

Was nun zum Schluss die verschiedene Grösse der reifen Samenkörper von Branchiobdella betrifft, so bemerke ich, dass diese Thatsache nicht vereinzelt dasteht. Auch Grobben (34, pag. 26) berichtet ein gleiches vom Krebs und Max v. Brunn (20, pag. 428) von Paludina vivipara.

Abnorm gebildete und degenerierte Entwicklungsstadien der Geschlechtsprodukte.

In den vorausgehenden Abschnitten sind beim Eierstock sowohl als beim Hoden nur die in vollständig normaler Weise verlaufenden Umwandlungen beschrieben worden. Jetzt wollen wir noch eine Reihe von Bildungen betrachten, wovon manche nur hin und wieder bei einzelnen Exemplaren gefunden werden, andere bei jeder Branchiobdella im Verlaufe der fortschreitenden Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane auftreten, die aber alle das gemeinsam haben, dass normal entwickelte, funktionsfähige Eier und Samenkörper aus ihnen nicht hervorgehen. Wir haben es vielmehr hauptsächlich mit fettig degenerierten, rückgebildeten oder in unregelmässiger Weise um-

gebildeten Entwicklungszuständen von Ei- und Samenzellen zu thun oder mit Zellen und Zellgruppen, welche als abnorme Bildungen an Stellen des Peritonaeums auftreten, wo sonst keine solchen vorhanden zu sein pflegen.

Wir beginnen mit der Beschreibung derjenigen degenerierten funktionslosen Zellen, welche sich auffallenderweise schon bei einzelnen, eben aus dem Cocon hervorgeschlüpften Tieren finden.

1. Degenerierte Geschlechtszellen am Eierstock und Hoden und Vorkommen von Geschlechtszellen-ähnlichen Gebilden in verschiedenen Teilen der Leibeshöhle bei eben ausgeschlüpften Tieren.

a. Eierstocksegment (achtes Segment). Die Fig. 9, Taf. XVI $\left(\frac{200}{1}\right)$ zeigt einen Eierstock, an welchem das hintere Ende (*fz*) von degenerierten Zellen gebildet wird. Die Hauptmasse solcher Zellen besteht aus dunkelgelben Fettkügelchen und schwärzlichen Körnchen; dadurch fällt sie an dem sonst farblosen lebenden Tier leicht in die Augen. Zellgrenzen waren an diesem Objekt nicht zu sehen.

An gefärbten, in Canadabalsam eingeschlossenen Präparaten sind die Einlagerungen von Fett nicht wahrzunehmen, weil sie durch das dem Canadabalsam zugesetzte Chloroform gelöst werden. Nur hin und wieder kann man auf ihr früheres Vorhandensein aus der Anwesenheit von kugeligen Höhlungen im Protoplasma der Zelle schliessen, wenn diese durch in ihnen zurückgebliebenes Pigment deutlicher sichtbar gemacht werden. Die Kerne solcher Zellen zeichnen sich dadurch aus, dass sie durch den Druck, welchen die fremden Einlagerungen auf sie ausübten, abgeplattet sind und unregelmässige Formen angenommen haben. In manchen Fällen unterliegen sie auch einer fettigen Entartung und zerfallen.

In Fig. 10 liegt dicht am Eierstock, welcher hier ausnahmsweise weit nach hinten im Segment lag (*di* $^{8}/_{9}$ ist das hintere Dissepiment), eine unregelmässig gebildete Zellmasse (*fz*), zum grössten Teil fettig degeneriert.

Ein anderes Mal fand sich auf der einen Seite bei einer eben ausgeschlüpften Branchiobdella zwischen dem jungen Eierstock und dem Darm eine kompakte Masse von mehr oder weniger verfetteten Zellen, fast genau wie die in Fig. 16 (aus dem siebenten Segment)

abgebildete gestaltet. Sie war durch einen kurzen Stiel am Dissepiment $^7/_8$ befestigt und machte ganz den Eindruck eines rudimentären Eierstockes, sodass also bei diesem Tier die Anlage des Eierstockes auf der einen Seite doppelt war.

Endlich ist noch das oft beobachtete Auftreten von normal entwickelten Zellen an den Gefässschlingen zu erwähnen (Fig. 11, $\frac{600}{1}$). Dieselben sitzen etwa in der Mitte jedes Gefässbogens und veranlassen gewöhnlich an dem im übrigen gestreckt verlaufenden Gefäss eine oder ein paar unregelmässige kleine Krümmungen. Was diese Zellen zu bedeuten haben mögen, lässt sich nicht mit Sicherheit angeben, doch erinnere ich daran, dass bei Polychaeten das Auftreten von Geschlechtsprodukten an den Gefässen beobachtet worden ist. Von einer weiteren Ausbildung der Anlage bei etwas älteren Branchiobdellen habe ich an lebend untersuchten Exemplaren nichts bemerkt. An konservierten erwachsenen Tieren aber liess sie sich auf Schnitten nicht wiederfinden, da dann der gross gewordene Eierstock bis an die Gefässschlingen heranreicht, ja dieselben grösstenteils umgiebt, sodass etwa vorhandene, an den Gefässen festgewachsene Zellen von den dieselben bloss berührenden Eierstockszellen nur durch ihre besondere Gestalt hätten unterschieden werden können. Dies war aber nicht der Fall; die an den Gefässen liegenden Zellen glichen denen des übrigen Eierstockes und ich glaube daher, dass wir es hier mit einer rudimentären Anlage zu thun haben, die bei älteren Tieren zu Grunde geht oder, wenn sie bestehen bleibt, sich nicht über das in Fig. 11 dargestellte Stadium hinaus entwickelt.

b. Hodensegment (sechstes). Die vorhin ausgesprochene Vermutung, dass die neben dem Eierstock gefundene Zellgruppe einen überzähligen Eierstock darstelle, wird dadurch sehr wahrscheinlich gemacht, dass ich bei einer anderen ganz jungen Branchiobdella auf der rechten Seite zwei deutlich ausgebildete, aus normalen Zellen bestehende Hoden vorfand, welche dicht nebeneinander mit ihren zarten Stielen befestigt waren.

Auch in Bezug auf die verfetteten Zellen haben wir die gleichen Verhältnisse wie beim Eierstock. Entweder befinden sich die degenerierten Zellen in der Masse des Hodens, oder sie hängen, wie dies in Fig. 7 ($\frac{200}{1}$) dargestellt ist, durch einen zarten Faden mit ihm zusammen. Hier zieht sich das Peritonaeum, welches den

Hoden umkleidet, auch über die degenerierten Zellen hinweg und stellt so die Verbindung her. Deutlich sehen wir dies an Fig. 14 ($\frac{600}{1}$), wo das Peritonaeum einen engen Schlauch bildet, welcher sich durch das ganze Segment vom Dissepiment $^5/_6$ bis zu der gerade gegenüber liegenden Stelle des Dissepiments $^6/_7$ ausspannt. Es ist an zwei Punkten aufgetrieben, erstens nahe dem vorderen Dissepiment durch die normalen Zellen des Hodens (in welchen noch die Dotterkörnchen *dp* sichtbar sind) und dann durch die dahinter liegenden verfetteten Zellen *fz*, welche, wie gewöhnlich, nur undeutliche Zellgrenzen wahrnehmen lassen. (Man vergleiche hiermit den normalen Hoden Fig. 30, Taf. XVII). In einem anderen Falle (Fig. 8, $\frac{200}{1}$) war der Schlauch nach hinten zu nicht an dem Dissepiment $^6/_7$, sondern an der Unterseite des Darmes befestigt und es fanden sich an ihm auch noch in verschiedenen Entfernungen vom Hoden einzelne Gruppen von normal ausgebildeten, in Ablösung begriffenen Spermatogonien, *sg*. (Zum Vergleiche betrachte man Taf. XVII, Fig. 32, $\frac{600}{1}$). Aehnliche schlauchförmige Verlängerungen der den Hoden überziehenden Membran wurden noch öfters beobachtet, doch zeigte sich diese abnorme Bildung in den zur Untersuchung gekommenen Fällen nur einseitig ausgebildet, sodass der andere Hoden ganz normal war. (Auch am Eierstock einer jungen Branchiobdella traf ich einmal, vom distalen Ende desselben ausgehend, eine strangartige Verlängerung des Peritonaeums nach dem Dissepiment $^8/_9$, also ein ähnliches Bild wie Fig. 14, doch ohne degenerierte Zellen).

Die in Fig. 15 ($\frac{600}{1}$) abgebildete Zellgruppe fand sich an der hinteren Wand des Hodensegmentes, also am Dissepiment $^6/_7$ angeheftet (an derjenigen Stelle, welche in Fig. 14 mit *di* $^6/_7$ bezeichnet ist). Das Gebilde ist sicher nichts anderes, als ein dritter Hoden, der aber nur aus wenigen Zellen besteht, von denen die mittleren verfettete Sexualzellen (*fz*) die äusseren Spermatogonien (*sg*) darstellen, welche in Ablösung begriffen sind. Dieselben sind abgeplattet wie die in Fig. 31, sg_1 dargestellten. Bei einer anderen Branchiobdella war der Hoden auf einer Seite schlecht entwickelt; auf der anderen Körperseite, wo der gut ausgebildete sich befand, sass im hinteren Teile des Segmentes eine zweite Hodenanlage, aber nicht am Dissepiment $^6/_7$, sondern seitlich an der Körperwand.

In einem eben ausgekrochenen Tier, bei welchem die beiden Wimpertrichter des Hodensegmentes noch geschlossen waren, fand sich an jedem derselben lose angeheftet eine abgeplattete Zelle in Form jener Fig. 85, Taf. XVIII dargestellten. Ihre Membran war ausgedehnt und faltig, im Inneren ein deutlicher Kern; Fettkügelchen oder andere Einlagerungen fehlten.

c. Geschlechtszellen-ähnliche Zellen in anderen Segmenten. Solche Zellen und Zellgruppen an Stellen, wo für gewöhnlich dergleichen nicht vorzukommen pflegen, fanden sich auch in anderen Körpersegmenten, besonders im siebenten, welches die Ausführungsapparate der männlichen Geschlechtswerkzeuge enthält. Fig. 16 zeigt eine Zellgruppe, welche mittelst eines kurzen Stieles am Dissepiment $^6/_7$ nahe der Bauchwand an einer Stelle befestigt war, die dem Anheftungspunkt von Hoden und Eierstock entsprach. Sie mag wohl ein rudimentäres Geschlechtsorgan darstellen, welches hier ausnahmsweise zur Ausbildung gekommen ist. Eine ganz ähnliche Zellgruppe an derselben Stelle fand ich noch ein- oder zweimal bei anderen Tieren.

Die einzelne Zelle, Fig. 17, war am Dissepiment $^7/_8$ angeheftet.

Da während der Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge an den Geschlechtsorganen meine Hauptaufmerksamkeit auf das sechste und achte Segment gerichtet war, so habe ich die übrigen nur hin und wieder sorgfältiger nach degenerierten Zellen durchsucht und es finden sich in meinen Aufzeichnungen nur ein paar Fälle notiert. Anhängsel, aus wenigen verfetteten Zellen bestehend, wurden noch beobachtet im zweiten, fünften und neunten Segment. In den beiden letzteren Fällen waren sie mit dem Segmentalorgan in Verbindung. Ob auch diese degenerierten Zellen mit rudimentären Geschlechtsanlagen in Beziehung zu bringen sind, bleibt dahingestellt, wie denn überhaupt erst die Entwicklungsgeschichte der Branchiobdella einen sicheren Aufschluss über die Bedeutung aller der eben beschriebenen Gebilde geben kann.

Die bisher angeführten Beobachtungen beziehen sich sämtlich auf junge Tiere. Bei erwachsenen lassen sich solche kleine, irgend einer Stelle der Leibeshöhlenwand ansitzende Zellhaufen weder am lebenden Tier, noch auf Schnitten sicher erkennen. Doch ist es sehr wohl möglich, dass sich die bei jungen Tieren gefundenen rudimentären Bildungen in vielen Fällen erhalten. Die im oder

dicht am Hoden und Eierstock liegenden Zellgruppen erfahren in bestimmten Fällen, wenn ihre Verfettung von vorn herein nicht zu weit fortgeschritten war, noch eine eigentümliche Weiterbildung, auf welche wir später zu sprechen kommen werden.

Frei schwimmend fand ich bei einem ganz jungen Tiere im siebenten Segment die in Fig. 18 dargestellte Zellgruppe. (Eine ebensolche wurde bei einem anderen im neunten Segment an der Ventralseite des Segmentalorganes, diesem nur ganz lose angeheftet gefunden). Die in Fig. 19 abgebildeten Zellen im Vierteilungsstadium sind ebenfalls aus dem siebenten Segment. Normalerweise kommen (mit Ausnahme der Samenelemente) bei Branchiobdella frei schwimmende Zellen, z. B. Lymphzellen, in der Leibeshöhle nicht vor. Nur vom Darm abgelöste Chloragogenzellen finden sich hin und wieder ausnahmsweise und sind von den bis jetzt besprochenen Elementen bei einiger Aufmerksamkeit nicht schwer zu unterscheiden.

Wir wenden uns nun zur Betrachtung weiterer degenerierter Entwicklungsstadien von Samenelementen und Eiern, von denen gewisse, unten näher bezeichnete Formen so häufig vorkommen, dass man kaum bei irgend einer Branchiobdella vergeblich danach suchen wird.

2. Degenerierte Entwicklungsstadien von Spermatogonien und Spermatogemmen. Bei Tieren von jedem Alter finden sich neben den normal ausgebildeten Samenelementen im Hodensegment höchst sonderbar gestaltete Gebilde, von denen ich in Fig. 78 u. fgd. eine Zusammenstellung gebe. Dieselben sind alle bei gleicher Vergrösserung ($\frac{500}{1}$) teils nach frischen teils nach gefärbten Präparaten gezeichnet. Indem ich den Leser bezüglich der Einzelheiten auf die Tafelerklärung verweise, beschränke ich mich hier darauf, nur auf solche Dinge aufmerksam zu machen, welche eine sichere und ungezwungene Erklärung gestatten. Dagegen unterlasse ich es, für jede einzelne der abgebildeten degenerierten Formen auszuklügeln, mit welchem normalen Stadium sie etwa in Beziehung zu bringen ist, denn bei den bizarren und vielgestaltigen Objekten wäre doch der Phantasie der freieste Spielraum gelassen, zu gunsten einer beliebigen Ansicht bald aus diesem, bald aus jenem Präparat Eigentümlichkeiten herauszufinden, welche für dieselbe zu sprechen scheinen.

Da hin und wieder Chloragogenzellen sich vom Darm ablösen und mit zwischen den Samenelementen schwimmen, so hat man sich zu hüten, dergleichen ebenfalls für degenerierte Entwicklungsstadien des Samens zu nehmen; und zwar umsomehr als einige der letzteren, wenn sie zahlreiche Fetttröpfchen enthalten (Fig. 91) den Chloragogenzellen mit ihren stark lichtbrechenden Kügelchen im Innern nicht unähnlich sind. Diese sind aber stärker glänzend als die Fetttröpfchen der degenerierten Zellen, regelmässiger in der Zelle verteilt und nicht von so ungleicher Grösse.

Was die Reihenfolge betrifft, in welcher die abgebildeten abnormen Entwicklungsstadien nacheinander auftreten, so lässt sich dieselbe dadurch feststellen, dass man darauf achtet, wie weit bei den untersuchten Tieren die normalen Samenelemente ausgebildet sind. So fanden sich Fig. 78—84 bei ganz jungen Branchiobdellen, in deren Leibeshöhle nur Spermatogonien und zwei- bis achtzellige Spermatogemmen vorhanden waren. Fig. 85—87 wurden bei etwas grösseren Exemplaren gefunden. Mit dem Auftreten der ersten ausgebildeten Spermatosomen erschienen Körper wie Fig. 92 und 93, und bei völlig geschlechtsreifen Tieren fanden sich neben vereinzelten Zellen in Gestalt der Fig. 91 vorwiegend die in Fig. 94 u. fgdn. abgebildeten Knäuel, welche der Hauptsache nach aus Spermatosomen bestehen, die bald völlig ausgebildet sind, bald auch nur den Schwanzfaden erkennen lassen.

In der bei weitem grössten Mehrzahl der Fälle, bei älteren Tieren durchgehends, befanden sich in den degenerierten Elementen Einlagerungen von Fett in Form von stark lichtbrechenden gelben Tröpfchen (Fig. 107, *f*, 91), dunkelgelben unregelmässigen Klümpchen (Fig. 99, *f*, 101) oder schwärzlichen punktförmigen Partikeln (Fig. 92, 109). Hieran sind die verfetteten Körper unter den völlig ungefärbten übrigen Bestandteilen des Samens leicht zu erkennen. Nur bei ganz jungen Tieren sind öfters keine Fetteinlagerungen zu sehen (Fig. 83—85) und die betreffenden Zellen ganz durchsichtig. Lässt man zu frisch entleertem Samen unter dem Deckgläschen Schwefeläther hinzutreten, so wird das Fett schnell gelöst, wo derselbe nach Verdrängung der den Samen enthaltenden Flüssigkeit direkt mit den degenerierten Elementen in Berührung kommt. Bei dem in einen Tropfen Hämatoxylin entleerten Sperma trat aus ihnen

das Fett in Gestalt von grösseren Tröpfchen aus, die bald heller, bald dunkler gelb gefärbt waren.

Eine auffallende Erscheinung, welche an den degenerierten Zellen auftritt, ist eine starke Wucherung der Zellmembran (Fig. 84, 85, 91). Besondere Erwähnung verdienen hierbei Bilder wie Fig. 83. Hier sieht man eine Anzahl Fortsätze, wie zarte Fäden, die sich in verdünnter Zusatzflüssigkeit langsam pseudopodienartig bewegen. Genauere Untersuchung zeigt aber, dass diese scheinbaren Fäden die optischen Querschnitte von Falten der äusserst zarten Zellmembran sind und dass nur die letztere an den Stellen, wo sie glatt ist, trotz der starken Vergrösserung nicht deutlich wahrgenommen werden kann. Die Bewegung erklärt sich dadurch, dass durch das eindringende Wasser die Zellmembran ausgedehnt wird. Hierbei glätten sich die Falten allmählich, was im optischen Querschnitt wie eine Bewegung und Streckung der scheinbaren Fäden sich ausnimmt. An Zellen mit stärkerer Membran, wie Fig. 84, lassen sich dieselben Erscheinungen besser wahrnehmen und man sieht hier schliesslich die Membran eine ganz gewaltige Ausdehnung erreichen. Dass die zarten Ausläufer der Fig. 83 keine Fäden sind, lässt sich übrigens auch an Präparaten, welche in indifferenten Flüssigkeiten untersucht werden, wo die beschriebenen Bewegungserscheinungen sich nicht zeigen, feststellen. Man bemerkt bei aufmerksamer Benutzung der Mikrometerschraube, dass die vermeintlichen Fäden sich hin und her schieben, statt gleich zu verschwinden, sobald die Stellung des Tubus verändert wird.

Nach Zusatz von Wasser bilden sich im Protoplasma der degenerierten Zellen zahlreiche Vakuolen, man sieht solche aber auch schon, während die Elemente sich noch im lebenden Tier befinden (Fig. 80—82, *v*).

Die in Fig. 99 u. fgdn. dargestellten Formen, welche bei keinem geschlechtsreifen Tier zu fehlen scheinen, müssen wir einer etwas eingehenderen Betrachtung unterziehen. Meist sind dieselben stark abgeplattet, nicht selten nach verschiedenen Ebenen gekrümmt (Fig. 108). Dass wir es hier mit degenerierten Spermatogemmen zu thun haben, ergiebt sich ohne weiteres aus der Betrachtung von Präparaten wie Fig. 99—101, wo der Cytophor (*cph*) noch deutlich zu sehen ist. In Fig. 100 enthält er eine grössere Anzahl von Vakuolen. Während an normalen Spermatogemmen die Sperma-

tiden bis zur vollständigen Ausbildung der Spermatosomen am Cytophor sitzen bleiben, lösen sie sich hier frühzeitig ab und sind regellos in den Knäueln zertrennt (Fig. 100). Die Ausbildung der einzelnen Elemente in ihnen hält nicht gleichen Schritt, man findet neben völlig ausgebildeten Spermatosomen Reste früherer Entwicklungsstadien (Fig. 100, *n*, *ko*, 103), isolierte Nebenkerne (Fig. 102, 109, *n*) und andere Unregelmässigkeiten mehr; eine Bestätigung für die oben über die normalen Spermatogemmen mitgeteilte Ansicht, dass der Cytophor das Wachstum und die Ausbildung der an ihm sitzenden Zellen reguliert.

In Fig. 99 haben wir den seltenen Fall, dass die Membran, welche das Ganze umhüllt, auf der einen Seite wenigstens, noch deutlich zu sehen ist (*me*). Diese anfangs überall vorhandene Hülle ist die Ursache, dass die Schwanzfäden nicht frei hervorstehen, wie in den normalen Spermatogemmen, sondern sich aufgeringelt haben. In Fig. 94, 101 und einigen anderen ist dieselbe vielleicht noch vorhanden. An den meisten ist sie indessen sicher geschwunden, wie man daran erkennt, dass einzelne Schwanzfäden der aufgeknäuelten Spermatosomen frei hervorstehen (Fig. 102, 106, 109). Als Ausnahme fand sich Fig. 104 mit büschelweise hervorstehenden Schwanzfäden, wo die Membran sehr frühzeitig zu Grunde gegangen sein muss.

Schnurförmig aneinander gereihte Fettkügelchen, welche man öfters in den Knäueln findet (Fig. 94, *sp*, 110) werden aus der Verfettung von Kopfstücken der Samenkörper hervorgegangen sein.

Eine Eigentümlichkeit zeigt sich aber nun noch, welche sich nicht durch einfache Vergleichung von normalen Spermatogemmen mit den Samenfädenknäueln erklären lässt. Dies ist das Auftreten von wohl ausgebildeten, grossen ovalen Kernen, welche etwa 0,010 mm im längsten und 0,007 mm im kürzesten Durchmesser haben. Gewöhnlich findet sich nur einer im Knäuel (Fig. 94, 101, 102, 106, *k*); nicht selten auch zwei, die bald dicht zusammen liegen (Fig. 107), sodass man erkennt, dass sie durch Teilung des ursprünglich vorhandenen einzelnen entstanden sind; bald auch weiter voneinander entfernt getroffen werden, wie in Fig. 109 und 110. Einmal fand ich auch vier zusammenhängende Kerne (Fig. 95).

Bevor ich eine Erklärung dieser Erscheinung versuche, will ich, um erst mit der Beschreibung der degenerierten Formen ab-

zuschliessen, noch auf Fig. 97 hinweisen, welche eine einzelne degenerierte Spermatide zu sein scheint, etwa im Stadium der Fig. 119. Sie wird aus dem Zerfall eines Knäuels in seine einzelnen Bestandteile hervorgegangen sein, denn freie, mit verfetteten Zellen besetzte Cytophoren habe ich nie beobachtet, ebensowenig einzelne degenerierte Spermatiden an einer sonst normalen Spermatogemme.

Von den in normaler Weise zur Reife gelangten Spermatosomen unterliegen bei Branchiobdella keine mehr einer fettigen Degeneration.

Schliesslich noch einige Masse von Samenfädenknäueln:

Längster Durchmesser:	0,070,	0,050,	0,050,	0,050,	0,040 mm
Kürzester „	0,040,	0,050,	0,045,	0,025,	0,030 „

Um nun wieder auf die oben erwähnten grossen Kerne zurückzukommen, weise ich auf die Abbildung Fig. 111 hin, die mich auf eine Vermutung gebracht hat, welche die Herkunft derselben vielleicht erklären dürfte. Die Figur ist der Raumersparnis wegen nur $^1/_4$ so gross wie die übrigen gezeichnet ($\frac{150}{1}$) und stellt einen Teil eines degenerierten Knäuelhaufens dar, wie solche öfters am Hoden sitzend, bisweilen aber auch ausser Zusammenhang mit ihm gefunden wurden. Auch der ganze übrige, hier nicht mitgezeichnete Teil bestand aus ebensolchen Knäueln; frühere Entwicklungsstadien und einfache Zellen waren daran nicht zu finden. Ausnahmsweise liessen sich an der abgebildeten Stelle die Details ziemlich gut erkennen, weil die einzelnen Elemente nicht zu dick übereinander lagen, während man sonst nur eine dunkle, unregelmässige Masse findet. Jedenfalls stammen die isoliert im Hodensegment schwimmenden Knäuel alle von solchen kompakten Haufen, von denen sie sich abgelöst haben.

Man findet degenerierte Zellkomplexe in oder neben dem Hoden vom jungen, eben ausgeschlüpften Tier an (Taf. XVI, Fig. 7, 8) in allen Altersstadien der Branchiobdella. Da nun der Hoden nur aus Geschlechtszellen und noch nicht abgelösten Spermatogonien besteht, so folgt daraus, dass wir an die frühesten Entwicklungsstadien, die Bildung und Ablösung der Spermatogonien und nicht an die frei schwimmenden Spermatogemmen uns halten müssen, wenn unsere Deutung der mit dem Hoden zusammenhängenden verfetteten Zellen und Spermatosomenknäuel das Richtige treffen soll. Je nach dem Alter des Tieres findet man gelegentlich zwischen Fig. 14, *fz* und

Fig. 111 liegende Umbildungsstadien, aber, wie schon erwähnt, sind Details immer nur undeutlich wahrzunehmen, weshalb von einer Wiedergabe derselben durch Zeichnung Abstand genommtn werden musste. Auch auf Schnitten konnte ich in Bezug auf die Einzelheiten der degenerierten Zellhaufen keine genügend klaren Bilder erhalten und so kommt es, dass der von mir in Fig. 24 schematisch dargestellte Entwicklungsgang der Samenfädenknäuel an dem Mangel leidet, dass er sich nicht durch eine völlig entsprechende lückenlose Präparatenreihe belegen lässt. Doch bieten, glaube ich, die abgebildeten, isoliert gefundenen Formen Anhalt genug, um auf die Vorgänge einiges Licht zu werfen und die Richtigkeit des Schemas zu prüfen.

Wir bedürfen im Grunde zur Erklärung weiter nichts, als die Annahme, dass jene früher beschriebene abnorme Wucherung der Membran degenerierter Zellen (Fig. 81—85 und andere) von vorn herein eine massgebende Rolle spielt. Vergegenwärtigen wir uns nun zuerst nach Schema, Fig. 23, die Ablösung der Spermatogonien vom Hoden bei normaler Entwicklung und nehmen wir an, dass die von der Geschlechtszelle aus gebildeten Elemente mit dieser zusammen in einer gemeinschaftlichen Hülle liegen bleiben, so erhalten wir die im Schema Fig. 24 dargestellten Verhältnisse. Hier zeigt sich also bereits die Membran (*me*) der an der Oberfläche des Hodens sitzenden Zelle (*gz*) nach abnormem Wachstum vom Protoplasma derselben abgehoben. Nun teilt sich der Kern der Geschlechtszelle, es bildet sich die Spermatogonie (*sg*) und löst sich dann von *gk* ab (sg_1), bleibt aber zugleich mit dem Geschlechtszellenkern *gk* von der ursprünglichen Membran umschlossen. Während sich nun die Spermatogonie und die aus ihr durch Teilung hervorgehenden Spermatocyten (*sc*) mit einer neu gebildeten sekundären Membran umgeben (vergl. Fig. 99, *std*, wo dieselbe vorhanden ist), geschieht dies bei der am Fusse zurückbleibenden Geschlechtszelle nicht, sondern ihr Kern bleibt frei in der primären grossen Membran liegen. Das ihn umgebende Protoplasma zeigt keine scharfe Abgrenzung mehr, sondern verteilt sich innerhalb des ganzen von der erweiterten Membran umschlossenen Raumes (Fig. 101). Diese Hülle, welche anfangs aktiv durch starkes Wachstum zunimmt, indem sie jedenfalls stellenweise mit dem Protoplasma der Zelle längere Zeit in Berührung bleibt, wird dann durch das Grösserwerden der

Spermatogemme (Fig. 24, *sge*) noch passiv eine Zeit lang gedehnt, bis sie schliesslich so dünn wird, dass sie schwindet.

Der Teilung des Kernes (Fig. 107—110) entspricht im normalen Verhalten die einfache Vermehrung der Geschlechtszellen, denn wie leicht einzusehen ist, können bei diesen durch eine Zellteilung zwei verschiedene Vorgänge eingeleitet werden. Entweder löst sich die neu entstandene Zelle ab und bildet eine Spermatogonie, oder sie bleibt neben ihrer Schwesterzelle am Hoden sitzen und bildet auch eine Geschlechtszelle, wodurch die allmähliche Vergrösserung des Hodens beim Heranwachsen der Branchiobdella bewirkt wird.

Da die Kerne völlig frei im Knäuel liegen, hat es nichts Auffallendes, dass sie keine bestimmte Lage einnehmen und nur hin wieder am Fusse derselben zu finden sind, wie es dem Schema entspricht.

Wir haben gesehen, dass von einer Geschlechtszelle aus in normalen Verhältnissen successive eine ganze Anzahl von Spermatogonien (und indirekt, durch weitere Teilung der letzteren, von Spermatogemmen) gebildet werden. Man könnte also auch erwarten, mitunter in den Knäueln mehr als eine Spermatogemme zu finden, indem ebenso wie dort von dem der Geschlechtszelle entsprechenden Kern sich nacheinander mehrere Spermatogonien abschnürten, doch ist dies nicht der Fall und stellt der Kern in dieser Beziehung nach der Bildung der ersten Spermatogonie seine Thätigkeit ein.

Litteraturangaben. In dem 1871 veröffentlichten Aufsatze Ray Lankesters[39]) über die Organisation der Oligochaeten findet sich folgende kurze Notiz: „I have also found curious corpuscles, evidently aborted sperm-cells, in the perivisceral cavity of Tubifex in the autumn.“ An diese Beobachtung scheint Ray Lankester sich neuerdings nicht mehr erinnert zu haben, sonst wäre er wohl leicht auf den Gedanken gekommen, dass die auffallenden „braunen Körperchen“, welche Blomfield bei der unter seiner Leitung angestellten Untersuchung im Regenwurm fand, ebenfalls nichts anderes als degenerierte Samenelemente sind. Die braune Färbung wird

[39]) Ray Lankester, Outline of some Observations on the Organisation of Oligochaetous Annelids. Annals and Magazine of Nat. Hist., IV. ser., vol. VII, 1871, pag. 96.

auch dort, wie bei Branchiobdella, durch Fetteinlagerungen hervorgebracht werden. Ein Blick auf die Abbildungen, welche Blomfield giebt und eine Vergleichung des Textes zeigt, dass sie in allen Einzelheiten mit den Samenfädenknäueln der Branchiobdella übereinstimmen; sie sind abgeplattet, besitzen einen oder zwei grosse Kerne und im Innern ein Netzwerk von Protoplasmasträngen, die ohne allen Zweifel Spermatosomen darstellen. Nasse beschreibt bei Tubifex nichts von degenerierten Entwicklungsstadien der Samenelemente. Doch fand er im Hodensegment desselben eine Anzahl problematischer Körper, welche er, allerdings mit Vorbehalt, als Entwicklungsstadien von Parasiten deutet. Wenn nicht bei einzelnen derselben ein Wimperüberzug beschrieben und abgebildet würde, so läge die Vermutung sehr nahe, dass jene sonderbaren Cysten, welche in ihrem Innern Stäbchen enthalten, die aus Kopf, Mittelstück und Schwanz bestehen (l. c. pag. 27) ebenfalls nichts anderes als degenerierte Samenfädenknäuel sind. Da es mir leider nicht möglich war, selbst diese Dinge genauer zu untersuchen, so muss ich die Sache unentschieden lassen. Was aber Nasse auf Taf. II, Fig. 12 abbildet, ist ganz gewiss kein Parasit, sondern eine normale, aber bei der Präparation breitgedrückte Spermatogemme. Um sich davon zu überzeugen, vergleiche man mit dieser die Fig. 36 auf Taf. VII der Arbeit Blomfields.

Die eben angeführten Fälle von abnorm entwickelten und fettig degenerierten Samenelementen stehen bis jetzt fast ganz vereinzelt da. Es ist aber anzunehmen, dass man derartiges noch häufiger finden wird, nachdem man mit dieser eigentümlichen Thatsache bekannt geworden ist. Bei der wohlberechtigten Vorsicht, mit der man fremdartige, zwischen den Samenelementen liegende Körper zu betrachten pflegt, ist es leicht möglich, dass man sie in vielen Fällen nicht beachtet hat, weil man sie für zufällig zwischen letztere geratene Gewebeteile oder für schlecht konservierte Entwicklungsstadien der Samenelemente hielt. Man vergleiche z. B. die unten unter 3 angeführte Notiz von v. la Valette St. George. Dass bei Tieren mit periodischer Brunst jedesmal nach beendigter Geschlechtsthätigkeit die Follikelreste einer fettigen Entartung anheimfallen, hat mit den hier behandelten Vorgängen natürlich nichts zu thun.

Beiläufig will ich hier noch darauf hinweisen, dass vielleicht

die degenerierten Samenfädenknäuel der Oligochaeten sich mit den wurmförmigen Samenkörpern von Paludina vivipara und verwandter Arten in Beziehung bringen lassen werden, falls sich nämlich herausstellen sollte, dass das Cilienbüschel, welches bei dieser durch den ganzen wurmförmigen Samenkörper verläuft und an dem einen Ende frei hervorsteht (Fig. 20, Taf. XXI, Fig. 9, 10 b. c.) einem Büschel fadenförmiges Spermatosomen entspräche.

Im Anschluss an die oben angeführten Fälle lasse ich hier noch einige Litteraturangaben über degenerierte Entwicklungsstadien von Samenelementen in anderen Tierklassen folgen:

1. Lorenz. Ueber die Organisation der Gattung Axine und Microcotyle. Arb. aus d. zool. Inst. d. Univ. Wien I, 1878, pag. 32. Tafelerklärung. „Degenerierte Samenmutterzelle, wie man sie nicht selten unter den normalen Entwicklungsstadien findet." Taf. II, Fig. 12, *n*.

2. Blanc. Anatomie et Physiologie de l'appareil sexuel mâle des Phalangides. Dissertation. Freiburg im Breisgau, 1880, pag. 23. Degenerierte „cellules mères".

3. v. la Valette St. George. Ueber die Genese der Samenkörper. Arch. für mikr. Anat. X, 1874, pag. 499. „In alten Männchen des Maikäfers findet man schlauchförmige Körper, deren Inhalt entweder nicht zur Reife gelangt oder zurückgebildet ist." Taf. XXXV, Fig. 51.

4. Max von Brunn. Untersuchungen über die doppelte Form der Samenkörper von Paludina vivipara. Arch. für mikr. Anat. XXIII, 1884, pag. 477. Fettiger Degeneration anheimgefallener Mutterkern von Ampullaria. Taf. XXII, Fig. 18, *a*ı.

5. Sabatier. De la Spermatogénèse chez les Plagiostomes et chez les Amphibiens. Journ. de Micrgr., Taf. VI, 1882, pag. 295. Fettig degenerierte Dentospermoblasten (Spermatocyten) bei Plagiostomen. Pag. 296, desgl. bei Amphibien.

Parasiten. Wenn mir auch durch die im letzten Abschnitte behandelten degenerierten Samenelemente die Untersuchung der normalen Entwicklung der Spermatosomen erschwert worden ist, so habe ich wenigstens insofern bei Branchiobdella Glück gehabt, als ich nicht durch häufiges Auftreten von Parasiten in den Geschlechtsorganen gestört wurde. Unter den Hunderten von untersuchten Tieren habe ich nur in zwei Fällen einen kleinen Nematoden in der Leibeshöhle schmarotzend gefunden, und zwar das eine Mal im Hodensegment (dem sechsten) bei einer jungen Branchiobdella, das andere Mal im siebenten Segment bei einer erwachsenen.

Degenerierte Zellen des Eierstockes.

Entsprechend den degenerierten Zellkomplexen am Hoden finden sich am Eierstock gleichfalls Elemente, welche mit der normalen Entwicklung der Eier nichts zu thun haben. Aber wie die Eibildung viel einfacher als die Samenbildung ist, so sind auch die hier auftretenden abnormen Umgestaltungeu der Zellen nicht im geringsten so kompliziert wie die der männlichen Geschlechtsprodukte.

Verfettete und vielkernige Zellen. Wir treffen hier erstens in allen Altersstadien der Branchiobdella (aber nicht bei allen Exemplaren) Gruppen von mehr oder weniger verfetteten Zellen, welche am frischen Objekt durch ihre gelbbraune Farbe kenntlich sind. Sie befinden sich entweder zerstreut an verschiedenen Stellen des Eierstockes oder, was der gewöhnlichere Fall ist, es besteht ein ganzer Zipfel des im übrigen normalen Eierstockes fast ausschliesslich aus verfetteten und umgebildeten Elementen.

Diese Umbildung, welche auch an anderen Zellen auftritt, in denen man keine deutlichen Fetteinlagerungen wahrnehmen kann, besteht in einer starken Kernvermehrung ohne nachfolgende Zellteilung, sodass das ganze Gebilde dabei bedeutend an Grösse zunimmt. Auf Schnitten zeigen sich die Kerne der verfetteten Zellen als eine dunkel gefärbte, glänzende Masse (Taf. XVI, Fig. 28), an welcher man häufig die einzelnen Bestandteile gar nicht mehr unterscheiden kann. An weniger stark oder nicht verfetteten Zellen aber lassen sich die einzelnen Kerne deutlich erkennen und ist auch überall das Kernkörperchen wahrzunehmen (Fig. 22). Wenn man sich beim Anblick dieser vielkernigen Zellen an das Vorkommen von maulbeerförmigen Kernen in den Zellen des ganz jungen Eierstockes (Fig. 27) erinnert, so könnte man in Versuchung kommen, beides miteinander in Beziehung zu bringen und hier an eine wirkliche Kernfragmentation zu glauben. Aber abgesehen davon, dass dies unwahrscheinlich ist, weil bei ganz jungen Tieren sämmtliche Kerne des Eierstockes Maulbeerform besitzen, vielkernige Zellen dagegen nur bei gewissen Exemplaren und nur an einzelnen Stellen des Eierstockes vorkommen; kann man sich auch an den Präparaten davon überzeugen, dass die Kernhaufen durch Zweiteilung des Kernes entstehen und dass dieser Vorgang auch noch bei erwachsenen Tieren stattfindet (Fig. 22, *kt*).

Fig. 29 zeigt eine abnorme, nur dieses eine Mal beobachtete Erscheinung, welche sich an einer Zelle aus dem degenerierten Abschnitt eines Eierstockes zeigte. Während die normalen Zellen nur 0,012 mm Durchmesser haben, wenn sie sich teilen, hat sich hier eine Zelle von der doppelten Grösse noch zur Teilung angeschickt, aber die Kernfigur ist höchst unregelmässig, die Fäden liegen verworren durcheinander und sind von ganz ungleicher Grösse.

Durch Aufnahme grosser Mengen von Flüssigkeit degenerierende Zellen. Eine zweite Art von entarteten Zellen, welche sich im Gegensatz zu den eben beschriebenen, nur bei einzelnen Exemplaren vorkommenden, in den Eierstöcken sämtlicher erwachsener Branchiobdellen zu finden scheinen, ist in Fig. 6, *dz* dargestellt. Dass man es hier mit aneinander liegenden umgebildeten Zellen zu thun hat, lässt sich nicht ohne weiteres an allen Präparaten feststellen. Man sieht auf Schnitten im Innern des bei älteren Tieren zwischen Darm und Leibeswand breitgedrückten und an seinem distalen Ende ungleichmässig gelappten Eierstockes in vielen Fällen nur eine verschwommene Masse, welche nicht selten beim ersten Anblick den Eindruck macht, als wären die betreffenden Teile infolge schlechter Konservierung mazeriert und dadurch unkenntlich geworden. Denn man ist hier nicht imstande, bestimmte Details zu erkennen, die Konturen der Masse sind an manchen Präparaten ganz undeutlich und ausserdem ziehen sich unregelmässige Fortsätze und Ausläufer von ihr zwischen die benachbarten Zellen hinein. Je nach der Behandlungsweise zeigte sich das Ganze bald gleichmässig gefärbt und homogen, wie dies an den mit Pikrocarmin gefärbten Eierstöcken der Fall war, bald fand sich aber auch, und zwar an vielen stark mit Alauncarmin behandelten Präparaten, ein verworrenes Netzwerk von dunkler gefärbtem Protoplasma (Fig. 6). An denjenigen, wo auch das Protoplasma der normalen Eierstockszellen in der Weise geronnen war, dass es ein Netzwerk von Balken und Fäden bildete, welche mit einander anostomosierend radiär vom Kern nach der Zellwand verliefen, befanden sich in dem schwammigen Gerüst der degenerierten Zellmasse des Inneren grosse Lücken, welche durch das Gerinnen und Schrumpfen ihres Protoplasmas bei der Wasserentziehung entstanden waren.

Mit Alauncarmin gelingt es nun auch, an günstigen Objekten in der Masse Zellgrenzen sichtbar zu machen und Spuren der Kerne

nachzuweisen, welche hier und da als dunkle Flecke auftreten (Fig. 6) und nur in seltenen Fällen schärfere Konturen haben und das Kernkörperchen erkennen lassen. Die Zellgrenzen sind nicht überall vollständig, wie in Fig. 6, sondern im Gegenteil in den meisten Fällen ganz oder teilweise geschwunden, sodass der Inhalt der einzelnen Zellen miteinander verschmolzen ist. In manchen Eierstöcken fanden sich ausser Zusammenhang mit der grösseren Masse, aber in deren Nähe, einzelne dieser degenerierten Zellen isoliert, d. h. rings von normalen Zellen umgeben. Meist war auch hier der Kern nicht mehr vorhanden.

Am ganz jungen Eierstock ist von diesen Gebilden nichts wahrzunehmen. sie treten erst beim Aelterwerden der Tiere auf und entstehen dadurch, dass einzelne Zellen im Inneren des Eierstockes stark zu wachsen anfangen (Fig. 13, *dz*), indem ganz wie bei jungen Eiern anfangs auch der Kern an Grösse zunimmt. Bald aber tritt an Stelle des normalen, durch Bildung neuer Zellsubstanz bewirkten Wachstumes ein abnormes, so zu sagen passives, indem der Kern allmählich schwindet und die Zelle bloss noch durch Aufnahme von Flüssigkeit, aber dadurch ganz bedeutend an Grösse zunimmt. In Anbetracht dessen, dass das in Fig. 13 dargestellte Anfangsstadium eine gewisse Aehnlichkeit mit einem ganz jungen Ei hat, wäre es nicht unmöglich, dass derartige Zellen auch Anlagen von Eiern sind, welche sich aber im Inneren des Eierstockes nicht normal entwickeln können, weil hierzu die freie Lage an der Peripherie des Organes und die unmittelbare Berührung mit der Leibeshöhlenflüssigkeit notwendig zu sein scheint.

Kürzlich wurden von Flemming[40]) im Follikelepithel des Kaninchenovariums vorkommende „Degenerationsvakuolen" beschrieben. Dieselben bieten eine gewisse Analogie mit den eben besprochenen Dingen, insofern als sie auch durch Zellen gebildet werden, welche durch Aufnahme von Flüssigkeit degenerieren, während die Kerne zu Grunde gehen.

Dotterkerne, Pseudonuclei. Hier lässt sich nun füglich noch die Beschreibung von kernähnlichen Protoplasmaklümpchen in den Eiern anreihen, welche zwar auch insofern abnorme Erscheinungen

[40]) Flemming. Studien über Regeneration der Gewebe. Arch. für mikr. Anat. XXIV, pag. 378, Taf. XIX, Fig. 32—36.

sind, als sie bei verhältnismässig sehr wenig Tieren auftreten und auch hier nur in einzelnen Eiern sich vorfinden, von welchen aber nicht behauptet werden soll, dass sie Zeichen einer Degeneration der mit ihnen angefüllten Eier seien und dass diese infolgedessen funktionslos d. h. nicht befruchtungsfähig seien. Diese Dotterkerne finden sich immer in sehr grosser Anzahl (Fig. 21, $\frac{60}{1}$) und erscheinen in den meisten Fällen als kugelige, scharf umschriebene, wie die Kerne dunkel gefärbte Ansammlungen von Protoplasma. Ihre Grösse ist ungleich, viele haben den Umfang der Kerne gewöhnlicher Eierstockszellen, aber stets sind auch die grössten beträchtlich kleiner als das Keimbläschen des Eies, in welchem sie liegen. Ausser kugeligen Dotterkernen trifft man solche von halbmondförmigem, länglichem oder ganz unregelmässigem Querschnitt, wobei dahingestellt bleiben mag, ob dies dem Einfluss der Reagentien zuzuschreiben ist. Mitunter sieht man neben Eiern mit ganz dunkel gefärbten Dotterkernen auf demselben Querschnitt ein oder ein paar andere, wo die Dotterkerne nur als kaum bemerkbare matte Flecken in regelmässigen Abständen durch den ganzen Dotter zerstreut sind, aber auch in solchen Präparaten sind an der Mehrzahl der Eier gar keine Einlagerungen wahrzunehmen. Das Vorkommen der Dotterkerne wurde schon in den allerjüngsten Eiern (Fig. 20, $\frac{600}{1}$) beobachtet; über ihre Entstehung aber gaben die Präparate keine Auskunft.

Würzburg, im Februar 1885.

Buchstabenerklärung.

co Stiel der Spermatide, welcher die Kommunikation zwischen dieser und dem Cytophor vermittelt.
cph Cytophor.
d Darm.
di Dissepiment.
dk Dotterkern.
dp Dotterpartikeln.
dz Degenerierte Zellen.
e Eierstock.
ei Ei.
f Fetteinlagerungen.
fk Kern im Stadium der Fadenmetamorphose (Karyomitose).
fz Fettig degenerierte Zellen.
gk Kern der Geschlechtszelle.
gz Geschlechtszelle.
h Hoden.
k Kern.
ks Kopfstück des Spermatosoms.
kt Kernteilung.
m Muskelzelle.
me Zellmembran.
mi Mittel- oder Verbindungsstück des Spermatosoms. In den Spermatiden Bildungskörperchen des Schwanzfadens.
mk Maulbeerförmiger Kern.
n Nebenkörperchen, später Nebenkern.
np Nahrungsprotoplasma.
oe Oeffnung an der Geschlechtszelle nach dem Abtrennen der Spermatogonie.
p Peritonaeum.
pi Vom Peritonaeum gebildeter Stiel des Hodens und Eierstockes.
pr Kurze protoplasmatische Anhängsel am Stiel der Spermatogonie.
pro Protoplasma der Spermatide.
s Segmentalorgan.
sc Spermatocyt.
sch Schlauch, welcher die Membran vom schraubigen Teil des Kopfstückes bildet.
sg Spermatogonie.
sge Spermatogemme.
sp Spermatosom.
std Spermatide.
t Zellteilung.
v Vakuole.
vk Vielkernige Zelle.

Tafelerklärung.

Tafel XVI.

Fig. 1. $\frac{90}{1}$. Seitlich von der Mittelebene geführter Sagittalschnitt. *d* Flachschnitte vom Darm. *s* Segmentalorgan, *di* $^5/_6$, *di* $^7/_8$ Dissepimente. *h* Hoden. *e* Eierstock.

„ 2. $\frac{600}{1}$. Linker Eierstock einer ganz jungen lebenden Branchiobdella von der Bauchseite. *m* Die beiden Muskeln des Stieles. *p*, p_1 Peritonaeum. *di* $^7/_8$ Dissepiment.

Fig. 3 bis 10 $\frac{200}{1}$.

„ 3. Eierstock einer ganz jungen Branchiobdella. Pikrocarmin. *m* Kerne der Muskelzellen des Stieles.

„ 4. Eierstock einer wenig älteren Branchiobdella. Alauncarmin. Am distalen Ende finden lebhafte Zellteilungen statt.

„ 5. Abschnitt vom Eierstock einer erwachsenen Br. Pikrocarmin. Einzelne Zellen am Rande desselben vergrössern sich, um zu Eiern heranzuwachsen, *ei*.

„ 6. Ein Zipfel vom Eierstock einer erwachsenen Br. Alauncarmin. Im Innern befinden sich durch Aufnahme reichlicher Mengen von Flüssigkeit degenerierte Zellen *dz*. *ei* Normales junges Ei. Von letzterem und den normalen Eierstockszellen sind in dieser Zeichnung bloss die Umrisse und die Kerne wiedergegeben.

Fig. 7—12 frisch, nach dem lebenden, durchsichtigen Tier gezeichnet.

„ 7. Hoden einer eben ausgekrochenen Br. mit anhängenden fettig degenerierten Zellen *fz*.

„ 8. Hoden eines etwas älteren Tieres. p_1 Peritonaeum, welches den Stiel und bei *p* eine schlauchförmige Verlängerung am distalen Ende des Hodens bildet. *fz* Verfettete Zellen. *gz* Geschlechtszellen. *sg* Spermatogonien.

„ 9. Eierstock. Das hintere Ende besteht aus fettig entarteten Zellen *fz*.

„ 10. *e* Eierstock. *di* Dissepiment $^8/_9$. (Der Eierstock liegt hier ausnahmsweise weit nach hinten). *fz* Fettig degenerierte Zellen.

„ 11. $\frac{600}{1}$. Ein Stück der Gefässschlinge des Eierstocksegmentes mit ansitzenden Zellen.



„ 12. $\frac{20}{1}$. Achtes Segment einer geschlechtsreifen lebenden Br. Ein Ei tritt unter dem Druck des Deckgläschens durch den Genitalspalt aus (*ei*). *d* Darm. Das Kopfende des Tieres liegt nach rechts.

Fig. 13. $\frac{200}{1}$. Alauncarmin. *dz* Eine jener Zellen, welche später durch Aufnahme grosser Mengen von Flüssigkeit degenerieren. Sie enthält ausnahmsweise zwei Kernkörperchen.

Fig. 14 bis 19 $\frac{600}{1}$; frisch, im lebenden Tier.

" 14. Hoden, *h*, einer ganz jungen Br. *di* 5/6, *di* 6/7 Dissepimente. *dp* Dotterkügelchen. *fz* Degenerierte Zellen. *p* Peritonaeum.

" 15. Im Hodensegment am Dissepiment 6/7 nahe der Bauchwand angeheftete Zellgruppe. p_1 Stiel. *sg* Spermatogonien. *fz* Verfettete Geschlechtszellen.

Fig. 16—19. Bei ganz jungen Br. im 7. Segment gefunden.

" 16. Zellgruppe, welche am vorderen Dissepiment des siebenten Segmentes angeheftet war.

" 17. Am hinteren Dissepiment des 7. Segmentes angeheftete Zelle.

" 18. Im 7. Segment freischwimmende Zellgruppe.

" 19. Desgl.

Fig. 20—22 von erwachsenen Tieren. Alauncarmin.

" 20. $\frac{600}{1}$. Ganz junges Ei mit Dotterkernen *dk*.

" 21. $\frac{60}{1}$. Halbreifes Ei, durch den Druck der benachbarten Eier von unregelmässiger Form. (Längsdurchmesser 0,26 mm, Querdurchmesser 0,21 mm.) Im Innern das Keimbläschen und zahlreiche Dotterkerne, die im Durchschnitt 0,015 mm gross waren.

" 22. $\frac{600}{1}$. *vk* Vielkernige Zellen zwischen normalen Zellen des Eierstockes. Die grösseren messen etwa 0,05 × 0,03 mm. *kt* Kernteilung.

" 23. Schema für die Ablösung der Spermatogonie vom Hoden. *gz* Geschlechtszellen. *oe* Oeffnung, welche an diesen bei der Abtrennung der Spermatogonie entsteht. *sg* Am Hoden sitzende, sg_1 abgelöste Spermatogonie. *sc* Spermatocyten. *cph* Cytophor.

" 24. Schema für die Bildung der Samenfädenknäuel. *gz* Geschlechtszelle. *me* Stark wachsende Membran derselben. *gk* Neuer Kern der Geschlechtszelle. *sge* Spermatogemme. *std* Spermatide. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 23.

Fig. 25—29. $\frac{600}{1}$. Alauncarmin.

" 25. Schnitt von 1/100 mm durch den Hoden einer ganz jungen Br. Maulbeerförmige Kerne.

" 26. Desgl. von einem wenig älteren Tiere. *fk* Teilung eines Kernes durch Fadenmetamorphose. *k* Kern einer frisch geteilten Zelle.

" 27. Schnitt dnrch den Eierstock einer jungen Br. *mk* Maulbeerförmige Kerne. In der Zelle *fk* scheinen sich die Chromatinkörnchen zu Fäden anzuordnen.

Fig. 28 und 29 aus dem Eierstock erwachsener Tiere. Alauncarmin.

" 28. Vielkernige verfettete Zelle (0,030 mm). Der abgeplattete, isoliert liegende Kern mass 0,006 mm in der Länge und 0,002 mm in der Dicke.

" 29. Eine 0,022 mm grosse degenerierte Zelle. Der Kern aufgelöst in ein Konglomerat von unregelmässig angeordneten und ungleich grossen Fäden.

Tafel XVII.

Mit Ausnahme der Fig. 34 und 35 $\left(\frac{125}{1}\right)$ sind alle Figuren dieser Tafel bei 600facher Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 30—32 nach dem lebenden, durchsichtigen Tier.

Fig. 30. Hoden einer ganz jungen Branchiobdella von der Bauchseite. *gz* Geschlechtszellen. *p* Peritonaeum, welches bei p_1 den Stiel des Hodens bildet. *di* Dissepiment $^5/_6$ mit den optischen Querschnitten zweier Muskeln.

„ 31. Hoden einer wenig älteren Br., in der Seitenlage des Tieres gezeichnet. *di* $^5/_6$ Ein Muskel des Dissepimentes in der Längsansicht. Der Stiel des Hodens ist hier nicht zu sehen. *sg* Spermatogonie, in Ablösung begriffen. sg_1 Eine solche nach dem Freiwerden. *pr* Protoplasmatische Anhängsel am Stiel der Spermatogonie. *oe* Stelle, an welcher sich eine Spermatogonie von dieser Zelle abschnürte.

„ 32. Hoden einer mit der vorigen gleichalterigen Br. von der Bauchseite. *sc* Spermatogonie nach ihrer Teilung in zwei Spermatocyten. Die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

„ 33. Hoden einer erwachsenen Br., isoliert und frisch in indifferenter Zusatzflüssigkeit untersucht. *sg* Zahlreiche in Ablösung begriffene Spermatogonien. *t* Eine solche in Teilung.

„ 34 und 35. $\frac{125}{1}$. Alauncarmin. Streckung der Spermatosomen. Je nachdem dabei der gefärbte kegelförmige Teil *k* des Kopfstückes oder der ungefärbte Nebenkern *n* am Cytophor *cph* hängen bleibt, bieten sie das in Fig. 34 oder das in Fig. 35 dargestellte Bild.

Fig. 36—52 nach frischen Präparaten.

„ 36 bis 38. Reife Spermatosomen von verschieden alten Branchiobdella astaci, in indifferenter Untersuchungsflüssigkeit.*)

„ 39. Reifes Spermatosom von B. hexodonta.

Fig. 40—52 Spermatogemmen im frischen Zustande. Fig. 40—45 von jungen, noch nicht geschlechtsreifen Tieren. Fig. 46 von einem geschlechtsreifen, aber erst halb erwachsenen. Fig. 47—52 von erwachsenen Tieren.

„ 40. Spermatogonie, in Zweiteilung begriffen. Salzlösung. *cph* Cytophor. Dieses Stadium bildet den Uebergang zwischen den in Fig. 32 mit sg_1 und *sc* bezeichneten.

„ 41. Selten vorkommende platte Doppelzelle. Nach einem ganz jungen lebenden Tier.

„ 42. Teilungsstadium. Salzlösung.

„ 43. Vierzellige Spermatogemme. Frisch im lebenden Tier.

„ 44. „ „ Nach längerem Verweilen in Salzlösung sind die Kerne und Nebenkörperchen sichtbar geworden.

„ 45. Achtzellige Spermatogemme. Im lebenden Tier. Die platten Zellen liegen in einer Ebene und schliessen dicht aneinander, sodass ihre Grenzen nicht überall deutlich hervortreten.**)

---

*) In Fig. 38 sind aus Versehen die Windungen des Kopfstückes zu eng dargestellt.

**) Vergl. die Anmerkung Seite 336.

Fig. 46. Spermatogemme mit nur 32 Spermatiden. In einem jungen, ganz durchsichtigen Tier beobachtet. Man konnte die Schwanzfäden bis zu den Bildungskörperchen *mi* verfolgen. Dieselben liegen dicht am Kern. Ausser diesem befindet sich in den Spermatiden noch ein zweiter runder Körper von gleicher Grösse, der Nebenkern. *cph* Cytophor. Bei diesem ganz jungen Tier waren die Schwanzfäden etwas länger als der Längsdurchmesser des Hodensegmentes, daher zeigten sich ihre Enden umgebogen.

„ 47 bis 51. Spermatogemmen von erwachsenen Tieren.

„ 52. Spermatogemme mit vielen Spermatiden, welche den Cytophor ganz verdecken. Beginn der Umwandlung in Spermatosomen.*) Die hervorwachsenden Schwanzfäden sind anfangs nach allen Seiten hin gerichtet. Erst später legen sie sich alle nach einer Seite wie in Fig. 46.

Fig. 53—55. Kernteilungsfiguren von Spermatocyten. Alauncarmin.

„ 53. Achtzellige Spermatogemme. Die achte Zelle wurde durch den Cytophor verdeckt und ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben.

„ 54. Spermatocyt von einer achtzelligen Spermatogemme. Knäuelform des Kernes. Um denselben ein heller Hof. *n* Nebenkörperchen.

„ 55. Von einer vierzelligen Spermatogemme. Das Nebenkörperchen ist nicht zu sehen.

Fig. 56—58. Pikrocarmin.

„ 56. Zweizellige Spermatogemme mit in Teilung begriffenen Spermatocyten.

„ 57. Vierzellige Spermatogemme. Die Teilung des Nebenkörperchens erfolgt vor der Kernteilung.

„ 58. Vierzellige Spermatogemme. Auch die Kerne geteilt.

„ 59. Spermatide aus einem Schnitt von $^1/_{200}$ mm Dicke durch das Hodensegment. Alauncarmin. *k* Kern, welcher in Umwandlung zum kegelförmigen Stück begriffen ist. Dunkel gefärbte peripherische Zone, Mitte ungefärbt. *n* Nebenkern, welcher nur äusserst schwache Färbung annimmt.

„ 60 bis 65. Umwandlung des Kernes in den hinteren, kegelförmigen Teil des Kopfstückes.

„ 66. Cytophor aus einem Schnitt von $^1/_{200}$ mm Dicke. In demselben ist durch Alauncarmin ein Netzwerk von Protoplasmabalken sichtbar geworden. *v* Vakuole. Daneben eine kleine, welche in der Dicke des Schnittes liegt.

„ 67. Spermatocyt nach eben beendigter Achtteilung der Spermatogemme. Frisch. Der Kern ist noch klein, dicht an ihm das Nebenkörperchen.

Fig. 68—70. Mit Alauncarmin gefärbte Spermatocyten.

„ 68. Von einer 16-zelligen Spermatogemme. Nebenkörperchen in Teilung begriffen. In den meisten der übrigen 15 Spermatocyten waren die Nebenkörperchen noch rund.

*) Die Nebenkörperchen und die Bildungskörperchen der Schwanzfäden (vergl. Fig. 113, *n* und *mi*) waren an diesem Präparat kaum zu erkennen. Die ersteren sind vom Lithographen zu dunkel und zu scharf konturiert dargestellt, die letzteren übersehen worden. Da Fig. 52 nur das Gesamtbild einer Spermatogemme geben soll, so stört dieser Fehler weiter nicht.

Fig. 69. Von einer achtzelligen Spermatogemme. Zwei Nebenkörperchen. Kern noch ungeteilt.

„ 70. Von einer 12-zelligen Spermatogemme. Desgl. Auch die 11 übrigen Zellen schienen schon sämtlich zwei Nebenkörperchen zu haben.

Fig. 71—74. Isolierte Spermatiden. Frisch.

„ 71. Der hier nur in seinem oberen Teile dargestellte Schwanzfaden lässt sich bis zu seinem Bildungskörperchen *mi* (dem späteren Mittel- oder Verbindungsstück verfolgen). Neben dem Kern *k* liegt das etwas herangewachsene Nebenkörperchen *n*.

„ 72. Das Nebenkörperchen ist zum Nebenkern *n* herangewachsen. *mi* wie in Fig. 71.

„ 73. Ausser Kern und Nebenkörperchen finden sich in der Spermatide kugelige Massen von Nahrungsprotoplasma *np*. *mi* scheint das Bildungskörperchen des Schwanzfadens zu sein, doch liess sich derselbe, da er unter der Zelle hinweg verlief, nicht bis hier heran verfolgen.

„ 74. Wie Fig. 73. *n* Nebenkern. Der Schwanzfaden ist hier gleichfalls weggelassen.

„ 75. Stück eines Cytophors nach Behandlung mit Osmiumsäuredämpfen. Die Spermatiden waren zum Teil beim Präparieren abgerissen. Man sieht die Vertiefung, in welcher eine derselben sass.

„ 76. Ein entsprechendes Bild aus einem Schnitt von $^1/_{200}$ mm Dicke.

„ 77. Stück eines Cytophors, wie Fig. 75 behandelt. Die Spermatide steht mit ihm durch einen kurzen Stiel *co* in offener Kommunikation.

Tafel XVIII.

Mit Ausnahme der Fig. 111 und 112 ist auch hier alles bei 600facher Vergrösserung gezeichnet. Doch sind aus Versehen die degenerierten Samenelemente Fig. 78—110 ein wenig kleiner in der Zeichnung ausgefallen als die normalen, Fig. 113 und fgde.

Fig. 78—84. Degenerierte Zellen von eben ausgekrochenen Tieren. Fig. 78—82, im lebenden Tier beobachtet. Fig. 83 und 84, isoliert und in indifferenter Zusatzflüssigkeit untersucht.

Fig. 78. Von einer ganz jungen Branchiobdelia (var. astaci). Zwei Kerne, *k*.

„ 79. Von einer ganz jungen B. (var. heterodonta). Drei Kerne. Die dunklen Punkte stellen Fettpartikeln dar.

„ 80. Von derselben B. astaci wie Fig. 78. *v* Vakuole. Neben dem oberen Kern liegen drei kuglige Körper von demselben Glanz und Aussehen wie die Kerne.

„ 81. Von demselben Tier. Um den Kern *k* ein mit farbloser Flüssigkeit gefüllter Hof. *v* Vakuolen. Die feinen Striche der Zeichnung stellen Falten der Zellmembran dar.

„ 82. Von einer jungen B. parasita. Ein Kern und eine Vakuole. Zellhaut faltig.

„ 83. Aus einer jungen B. hexodonta. Isoliert, frisch untersucht. Kern von unregelmässiger Gestalt. Um ihn ein heller Hof. Die Zellmembran ist äusserst zart. Man sieht nur die stärkeren Falten derselben, sodass es den Eindruck macht, als ob feine Fasern von der Zelle ausgingen.

„ 84. Aus demselben Tier. Zelle mit stark faltiger, dicker Membran, welche den Inhalt verdeckt.

Fig. 85—87 von etwas älteren Tieren.

Fig. 85. Von B. astaci. Im lebenden Tier. Deutlicher Kern und faltige Membran. Durch die Bewegungen der Leibesflüssigkeit wurde die Zelle hin und her getrieben, wobei sich zeigte, dass sie stark abgeplattet war (β Ansicht von der Seite).

„ 86. Von B. heterodonta. Isoliert. Frisch untersucht. Grosser Kern von 0,025 mm Durchmesser. Neben in ein rundes Körperchen *n* von 0,005 mm Grösse, welches an das Nebenkörperchen der Spermatogonien erinnert. Es unterschied sich in Färbung und Lichtbrechungsvermögen deutlich von den gelbl. Fetttröpfchen *f*. Aehnliche Zellen wurden öfters gefunden.

„ 87. Von B. astaci. Isoliert. Nach kurzer Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen. *k* Kern, 0,015 mm. Ueber ihm ein gelber Körper von 0,010 mm im kürzesten, 0,015 im längsten Durchmesser. Die ganze Zelle 0,025 mm.

„ 88. Von einer geschlechtsreifen B. astaci. Osmiumsäuredämpfe. Viele Kerne und ein grösserer dunkler Körper. Zahlreiche dunkelgelbe Fetttröpfchen.

„ 89. Zweizellige Spermatogemme von einer lebenden jungen B. parasita. Die Spermatocyten mit warzenförmigen Anhängseln.

„ 90. Aus einer jungen B. astaci. Isoliert, frisch in indifferenter Flüssigkeit. Die untere, verfettete Hälfte war dunkelgelb gefärbt.

„ 91. Von B. astaci. Aus der unverdünnten, durch Anstechen der Leibeshöhle entleerten Samenflüssigkeit. Deutlicher Kern. Die faltige Zellmembran ist vom Protoplasma abgehoben.

„ 92. Von einer geschlechtsreifen B. hexodonta. In der durch Zusetzen von Salzlösung verdünnten Samenflüssigkeit.

„ 93. Von einer erst halb erwachsenen, aber geschlechtsreifen B. parasita. Nach dem lebenden Tier gezeichnet. Aufgeknäuelte Schwanzfäden. *v* Vakuolen.

Alle folgenden Figuren von erwachsenen Branchiobdellen.

„ 94. Degeneriertes Samenfädenknäuel. Die schnurförmigen Reihen von dunkel pigmentierten Fetttröpfchen *sp* entsprechen jedenfalls verfetteten Spermatosomenköpfen.

„ 95. Vier Kerne aus einem Knäuel.

„ 96. Langgestrecktes Knäuel. *n* Nebenkern.

„ 97. Degenerierte Spermatide mit gefärbtem Kern und ungefärbtem Nebenkern.

„ 98. (Normales Bildungsstadium). Spermatosom im Stadium der Fig. 132, zum Teil noch aufgeringelt (β). Daneben ein beim Präparieren abgerissener Nebenkorn (α). Die Stelle, wo der Schlauch sich an ihn ansetzt, ist als ein runder, heller Fleck zu erkennen.

Fig. 99—111. Degenerierte Knäuel.

„ 99. Frisch, in indifferenter Flüssigkeit. In der Mitte der Cytophor. An ihm sitzen die Spermatiden *s td*. Das Ganze ist von einer zarten Membran *me* umgeben, welche auf der einen Seite noch deutlich sichtbar ist.*) *f* dunkelgelbe Fetteinlagerungen, ausserdem zahlreiche stark lichtbrechende Fettkügelchen.

*) Der doppelte Kontur an der mit *me* bezeichneten Stelle ist ein Versehen des Lithographen.

Fig. 100. Nach Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen. Cytophor mit Vakuolen. Die zahlreichen kugeligen Körper sind Nebenkerne. An dem mit *n* bezeichneten sieht man nach unten zu den umgebildeten Kern ansitzen (entspricht etwa dem normalen Stadium, Fig. 119). Die übrigen sind isoliert. *ko* ein ausgebildetes Kopfstück.

" 101. Schwach mit Pikrocarmin gefärbtes Präparat. *k* Kern, welcher wahrscheinlich dem Kern der Geschlechtszelle entspricht. Der Cytophor färbt sich ebenfalls, aber schwächer wie der Kern und wurde hier schwarz gelassen. Grössere Fettansammlungen *f* und zahlreiche kleine Fettkügelchen.

" 102. Schwache Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen. Ein vollständig ausgebildetes Spermatosom. *n* Nebenkern. *k* Kern. Geringe Fetteinlagerungen, welche als feine Punkte erscheinen.

" 103. Oben drei noch nicht ganz fertig ausgebildete Spermatosomen mit anhängendem Nebenkern.

" 104. Hier sind ausnahmsweise die Schwanzfäden nicht aufgeknäuelt, sondern stehen als ein Büschel hervor. In Wirklichkeit waren dieselben etwa noch einmal so lang als sie in der Zeichnnng dargestellt sind. Cytophor *cph* mit Vakuolen.

" 105. Ausnahmsweise spindelförmig gestaltetes Spermatosom von einer B. astaci.

" 106—110 stellen das Verhalten des Kernes der Samenfädenknäuel dar. Fig. 107 Teilung.

" 111. $\frac{150}{1}$. Zusammenhängende Knäuel. *cph* Cytophoren. *ko* Kopfstücke von Spermatosomen.

" 112. $\frac{900}{1}$. Untere Hälfte des Kopfstückes und Mittelstück *mi* eines normalen reifen Spermatosoms.

Fig. 113—115. Normale Entwicklung der Spermatosomen.

" 113. Zwei Spermatiden am Cytophor. Ausser dem Kern sieht man in ihnen das Nebenkörperchen *n* und das Bildungskörperchen des Schwanzfadens *mi*. Die linke Zelle zeigt letzteres im Profil. Ein Zusammenhang zwischen Kern und Schwanzfaden ist nicht zu erkennen.

Die folgenden Spermatiden waren isoliert, d. h. beim Präparieren vom Cytophor abgefallen. (Als Färbemittel wurden Pikrocarmin und Alauncarmin benutzt, in den Zeichnungen aber aus technischen Gründen die gleiche Färbung für alle gewählt).

" 114—117. Heranwachsen des Nebenkörperchens zum Nebenkern. Der Kern allein färbt sich. *mi* Bildungskörperchen des Schwanzfadens. In Fig. 115 und 116 war dieses und ebenso auch der feine Schwanzfaden in Fig. 114 bis 117 nicht deutlich zu erkennen, weshalb sie in den Zeichnungen weggelassen wurden. (Die Schwanzfäden der Fig. 113 sind in ihrer ganzen Länge, die der Fig. 118 bis 135 verkürzt dargestellt.) Seitlich von Kern und Nebenkörperchen befindet sich in den Zellen stark lichtbrechendes Protoplasma.

" 118. Der Nebenkern hat seine volle Grösse erlangt.

Fig. 119, 120. Ansicht von der Seite und von oben. Der Kern ist eiförmig geworden und verwandelt sich in den hinteren Teil des Kopfstückes. In der Zelle aufgerollt liegt der schraubig gewundene Schlauch, welcher später die Membran des vorderen Teiles vom Kopfstück bildet.

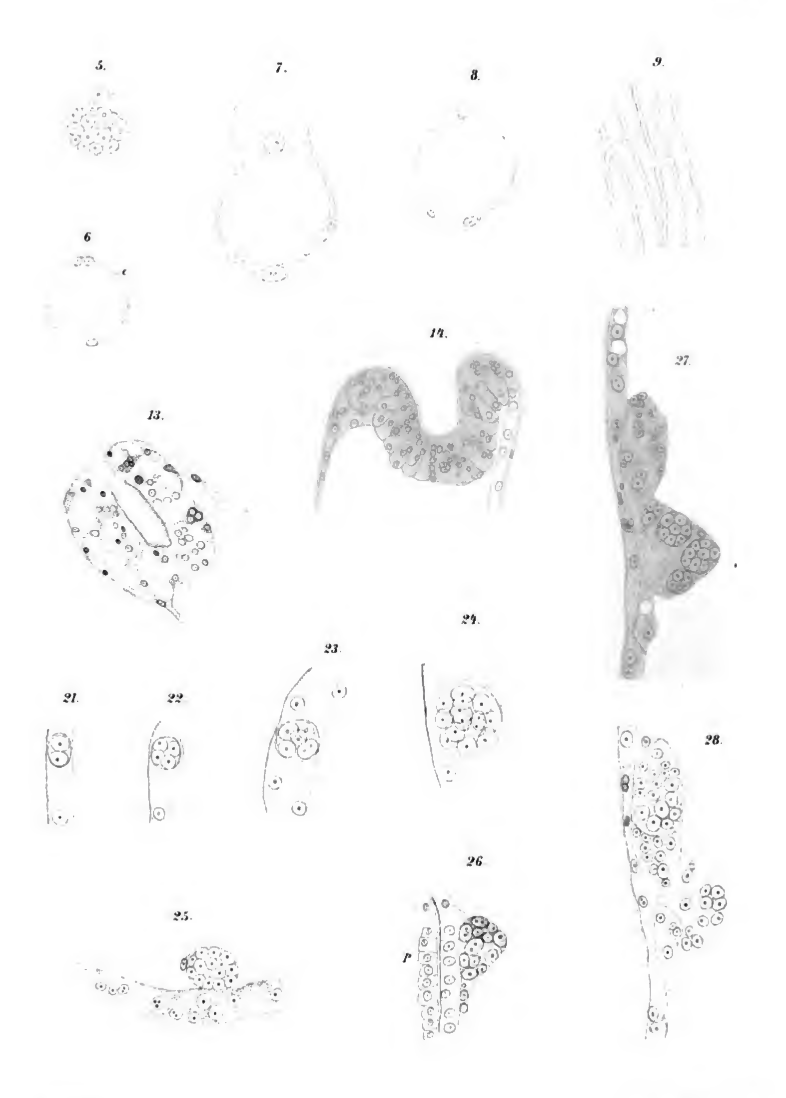
„ 121, 122. Kern schlank, kegelförmig. Neben ihm der regelmässig aufgewundene Schlauch.

„ 123—131. Durch den Druck des Deckgläschens gesprengte Spermatiden, *sch* Schlauch. *pro* Protoplasma der Zelle.

„ 132—135. Vom Cytophor abgefallene Spermatosomen. Der Inhalt des Nebenkernes dringt in den Schlauch ein. *mi* Mittelstück.

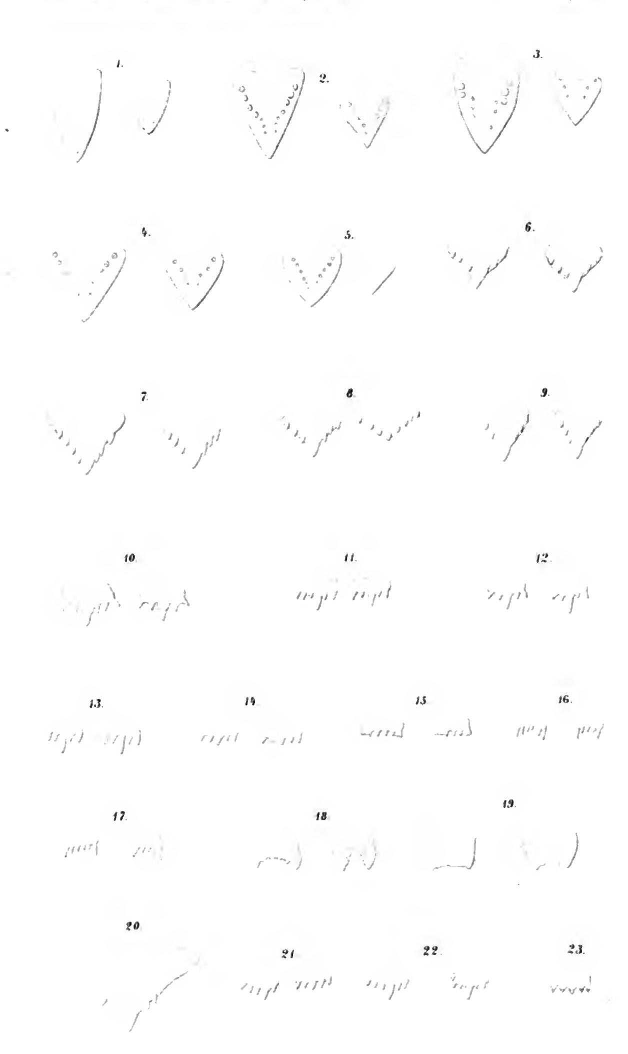
RUD. BECHTOLD & COMP. WIESBADEN.


1.
s
2.
e
3
k
m
c
4.
c
10.
11.
12.
18.
15.
16.
17.
19.
a
20.

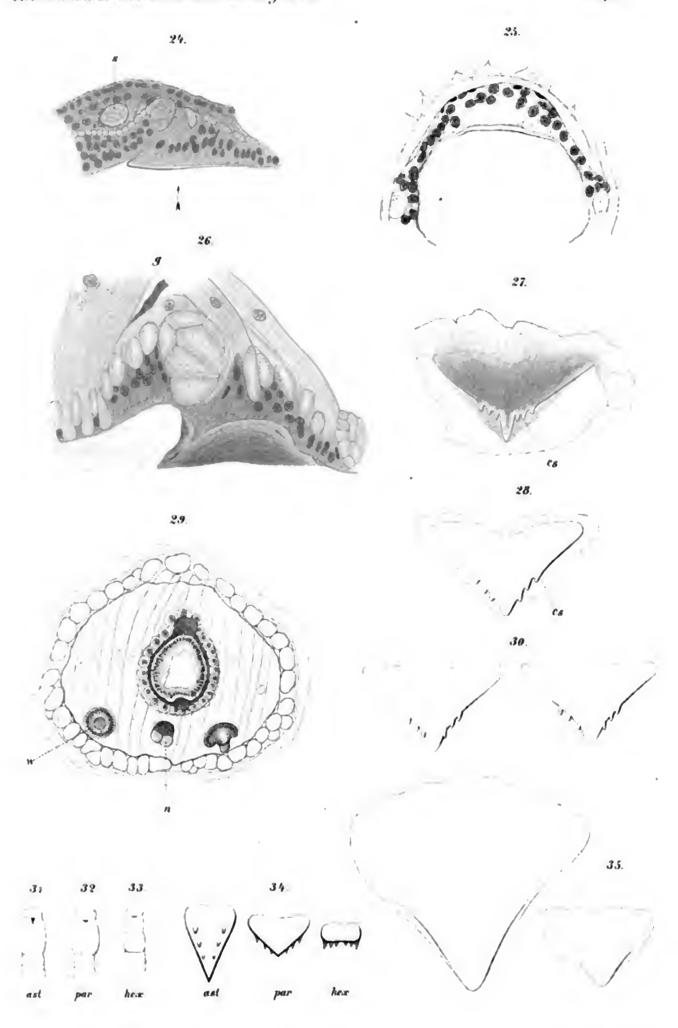


n Wiesbaden

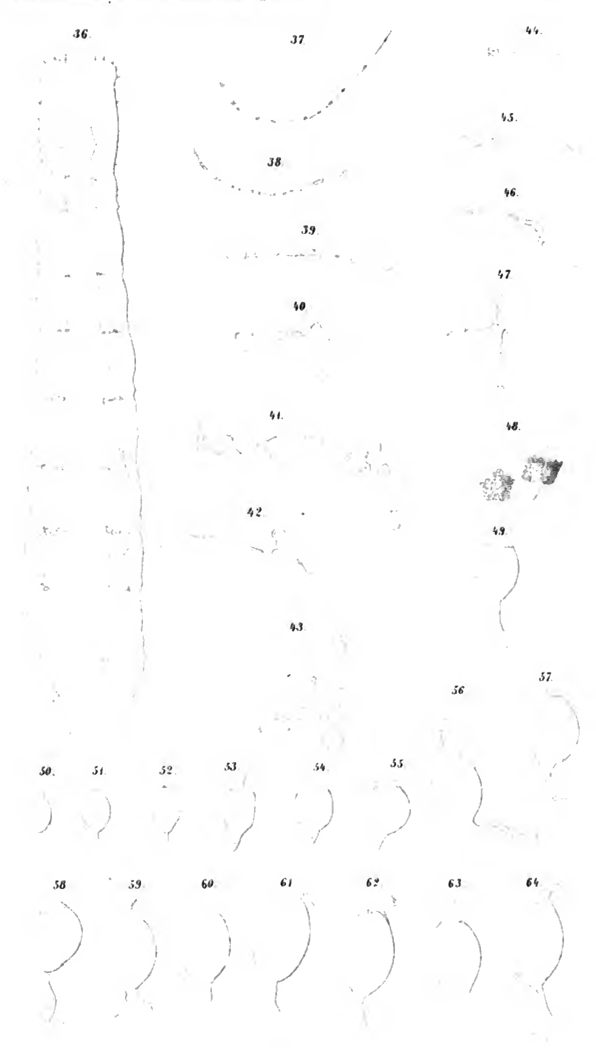
Lith. Anst. v C Kirst, Leipzig



C. W. Kreidels Verlag in Wiesbaden. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig



C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden.
Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig.



C. W. Kreidel's Verlag in Wiesbaden. Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

Fig. 4.

U U Ah R.S R.S Ah Ov Ov M

Fig. 7.

Sp H ue x x E

Fig. 9.

Sp E Ul

Fig. 3.

D U E Ov

Fig. 11.

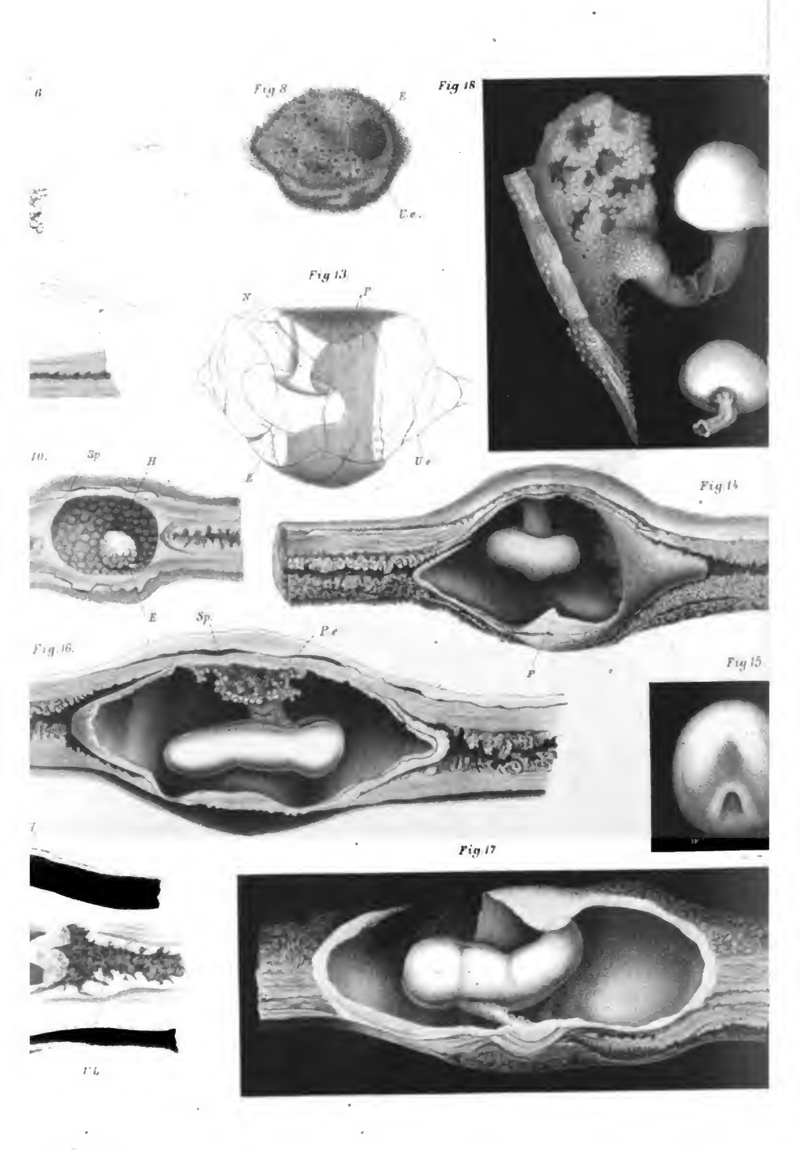
E Ue N

Fig. 12.

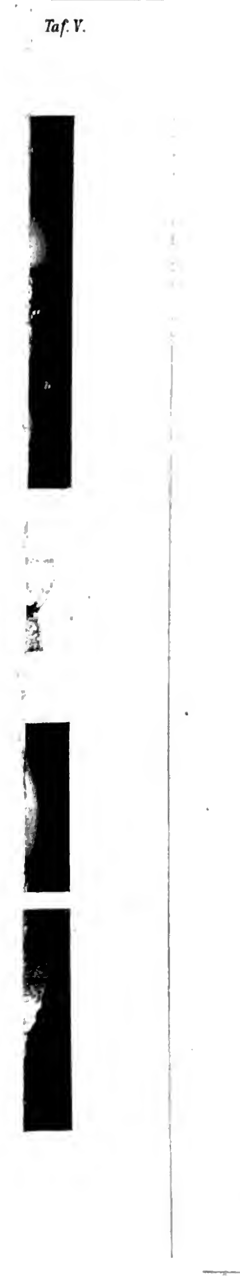
Ue N Sp E

Fig. 5.

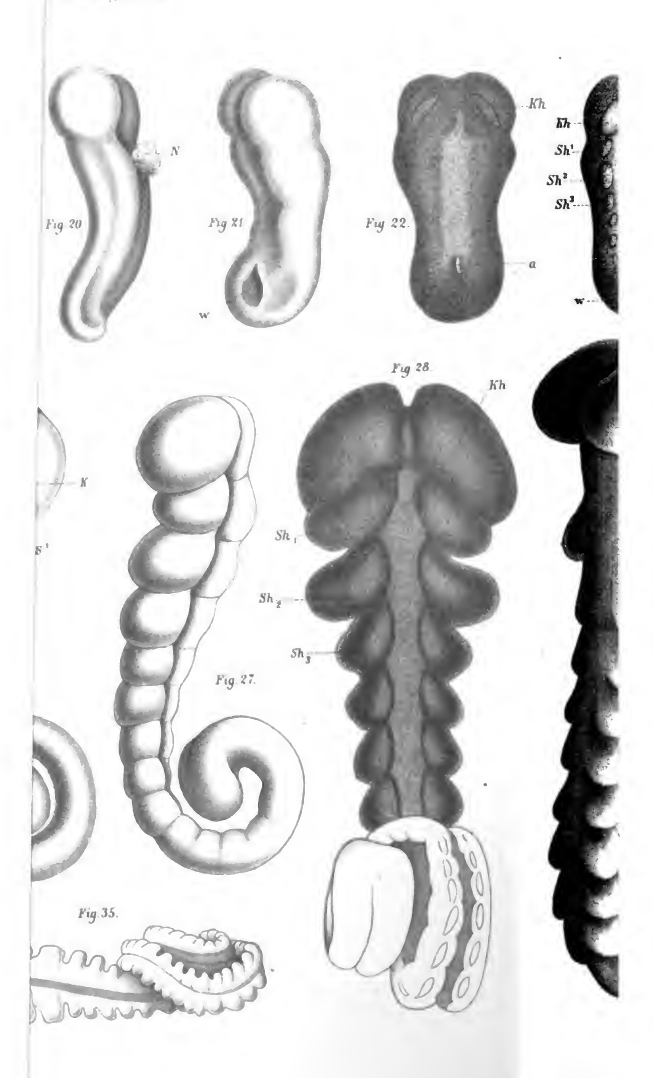
Ke


Fig 8
E
U.e.
Fig 18
Fig 13
N
P
E
U e
10.
Sp
H
E
Fig 14
Sp.
P e
Fig. 16.
P
Fig 15
Fig 17

Taf. V.



6


N
Fig 20
Fig 21
w
Kh
Fig 22.
a
Kh
Sh¹
Sh²
Sh³
w
Fig 28
Kh
K
Sh₁
Sh₂
Sh₃
Fig. 27.
Fig. 35.

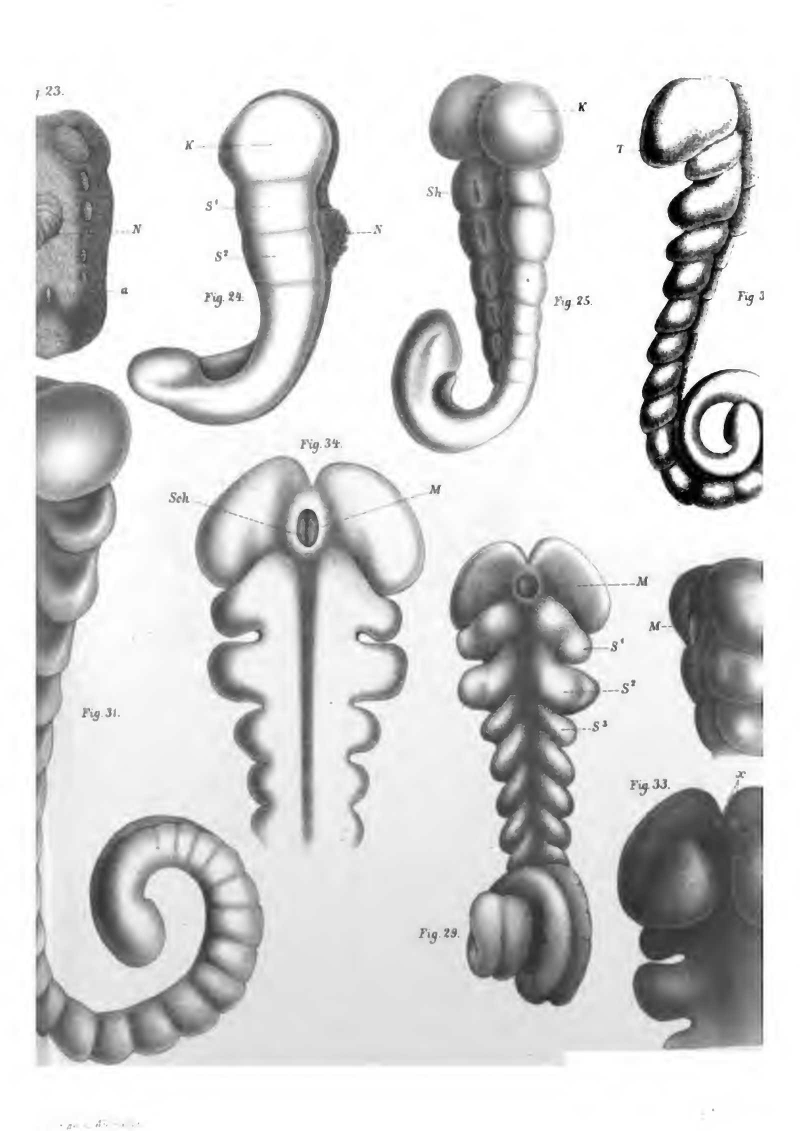


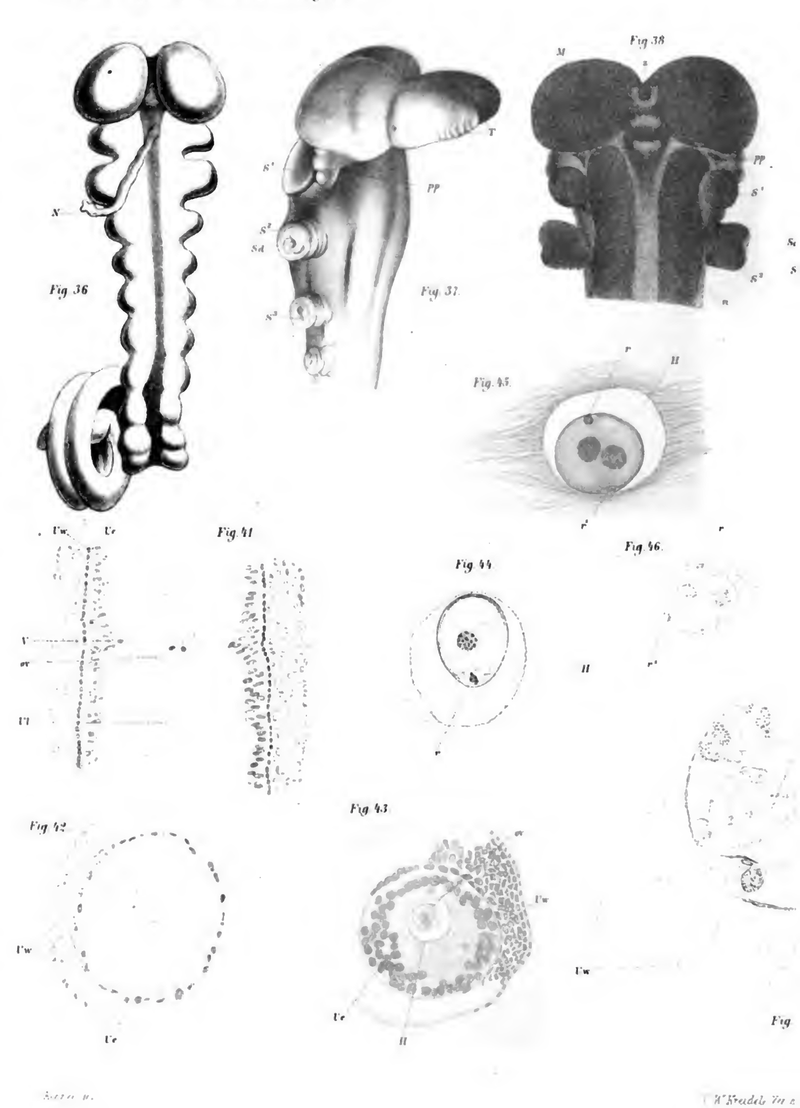
Fig. 23.
N
a
K
S¹
S²
N
Fig. 24.
K
Sh
Fig. 25.
T
Fig. 3
Fig. 34.
Sch
M
M
M
S¹
S²
S³
Fig. 31.
Fig. 33.
x
Fig. 29.

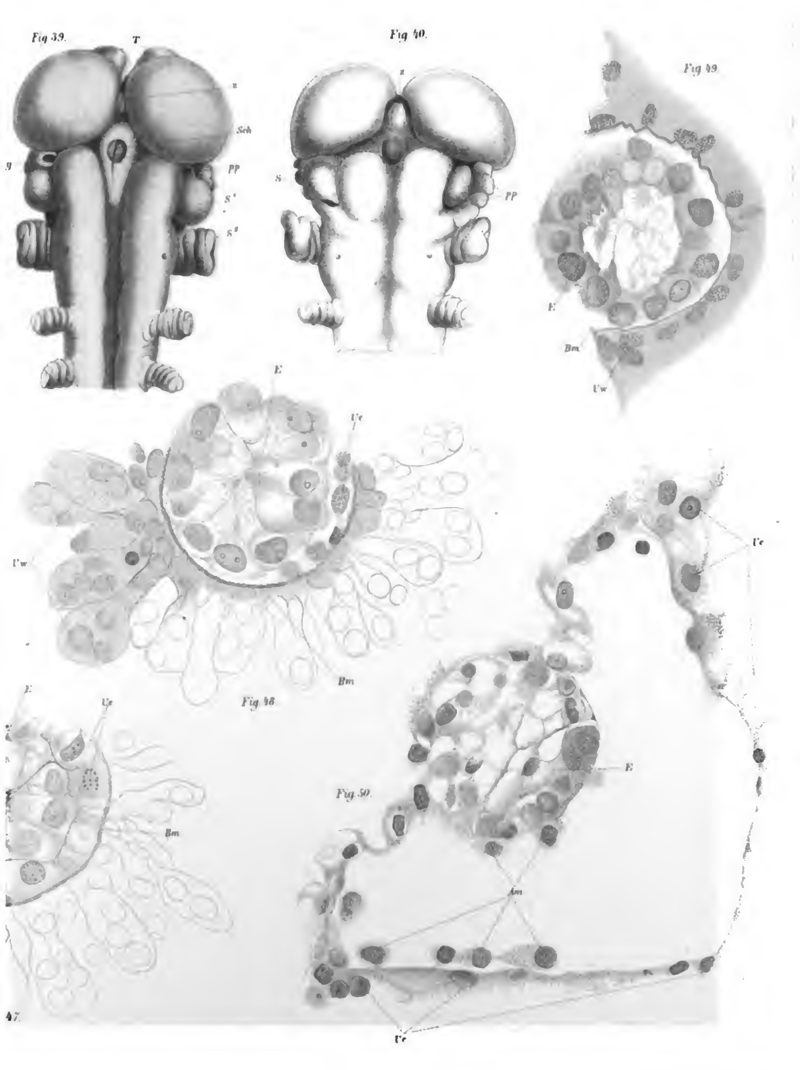
Taf. VI.

Fig. 32

T

7


Fig. 36
N
Fig. 37.
S¹
PP
T
S²
Sd
S³
Fig. 38
M
PP
S¹
S²
Fig. 45.
H
Fig. 41
Fig. 44
Fig. 46.
Fig. 42
Fig. 43
Uw
Ue
H
Fig.



n. r. Wiesbaden

Lith. Anst. v. C. Kirst Leipzig

Fig. 51.

Sp a. Uw Ue i. Uw E

Fig. 53.

Am o

Fig. 57.

Am Bz o Bz

Fig. 52.

Ue E i. Uw a. Uw Sp

W Ue

Fig. 61.

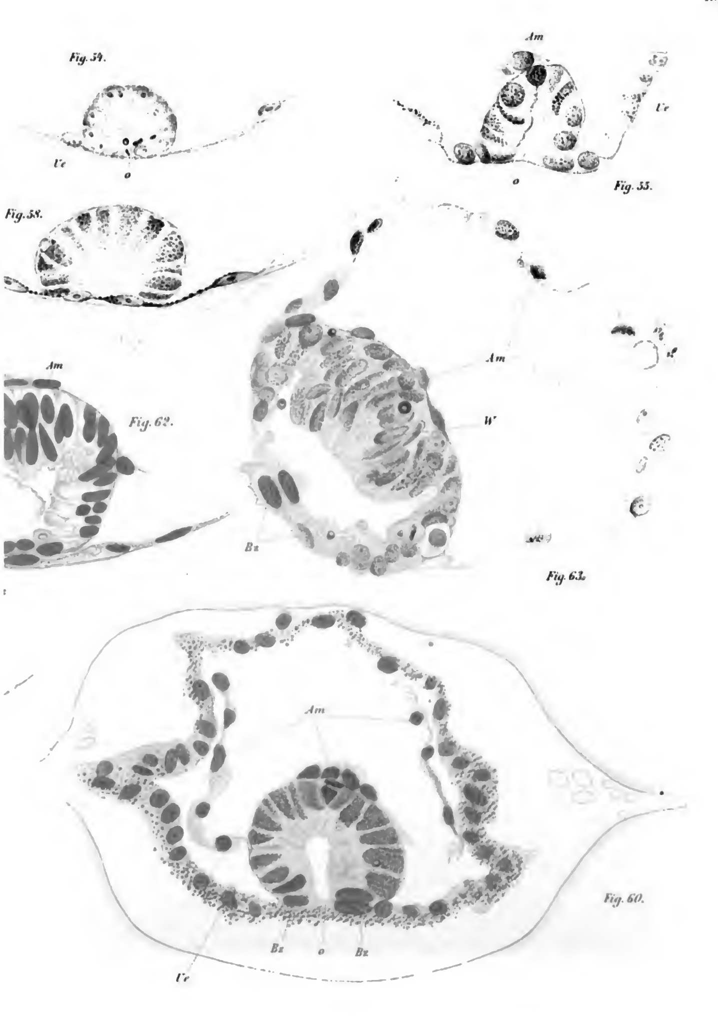
Am Bz Ue

Fig. 56.

Am Ue Uw o

Fig. 59.

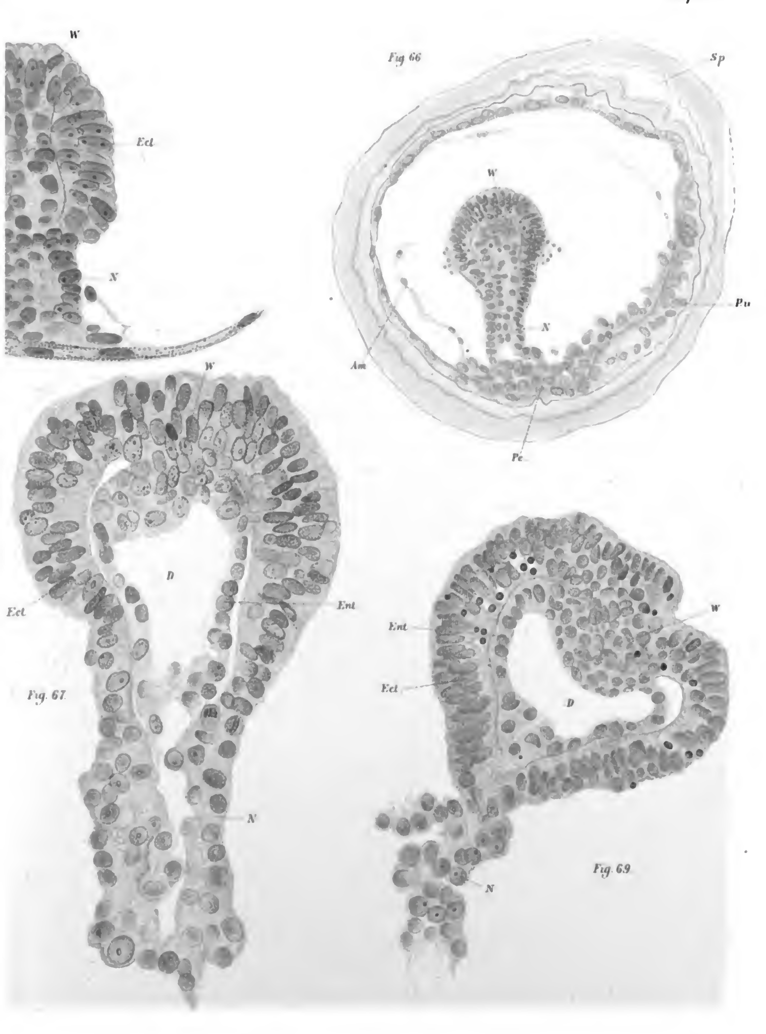
Am Ue Bz


Fig. 54.
Ue
o
Am
Ue
o
Fig. 55.
Fig. 58.
Am
Fig. 62.
Am
W
Bz
Fig. 63.
Am
Fig. 60.
Bz
o
Bz
Ue

9

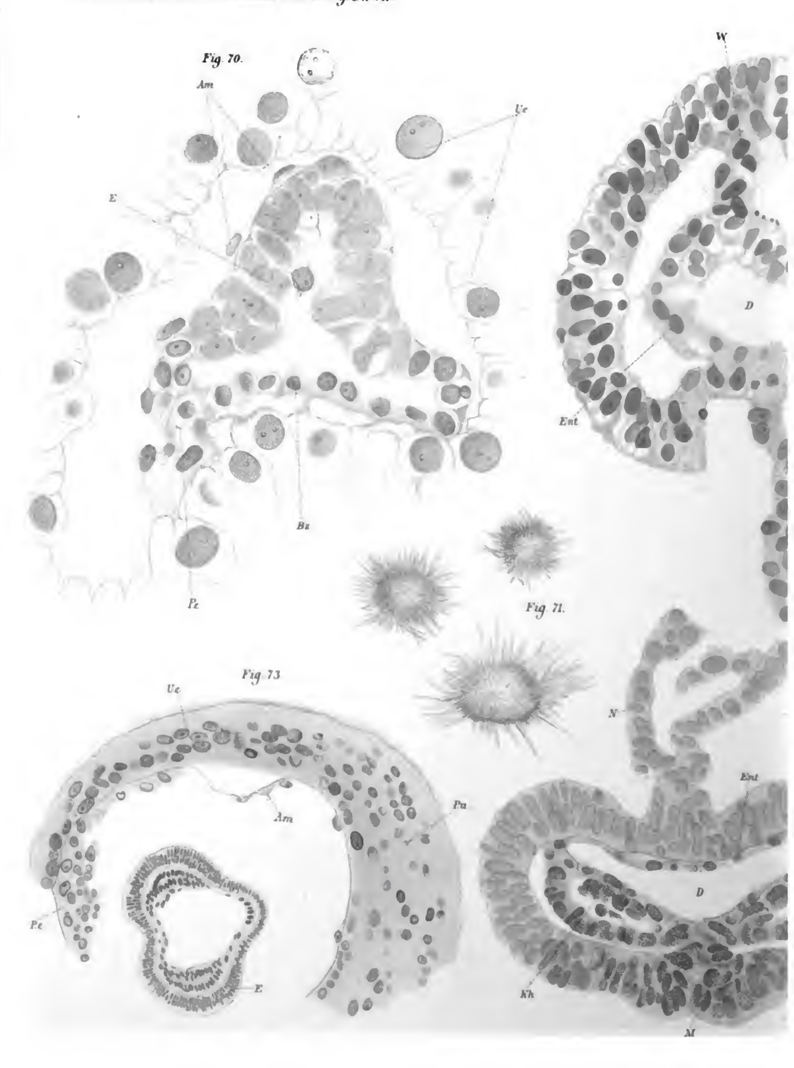


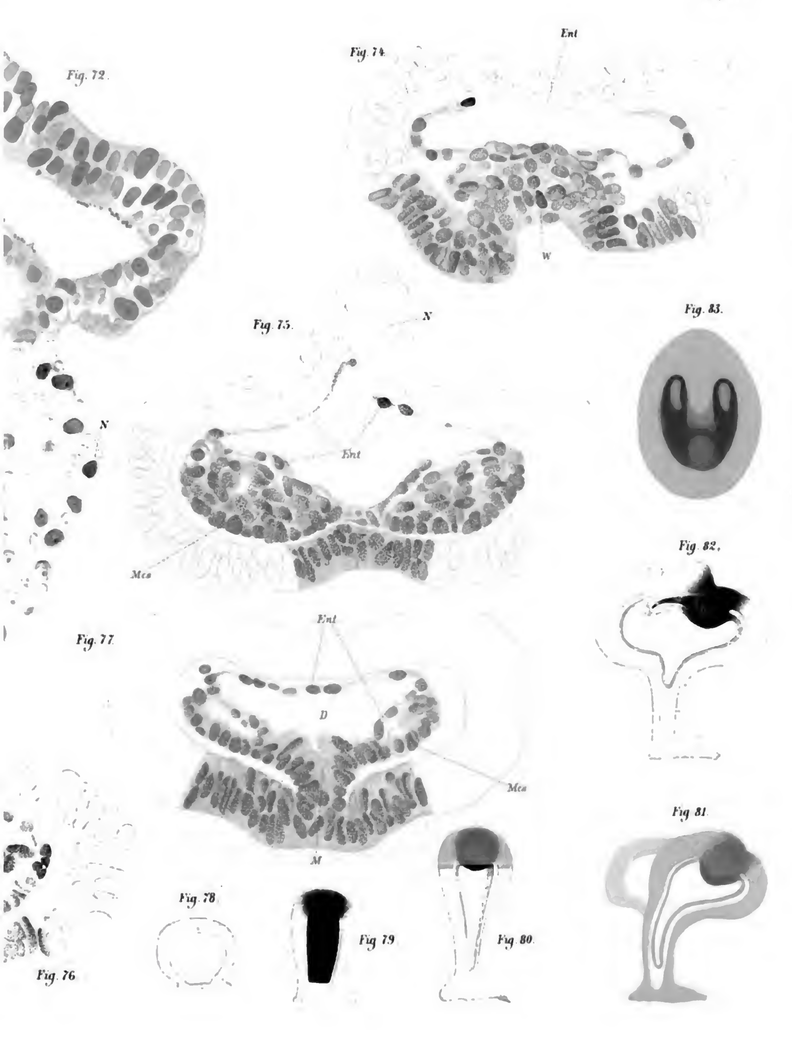
Krenzel gez.
C. W. Kreidels Verlag



Wiesbaden

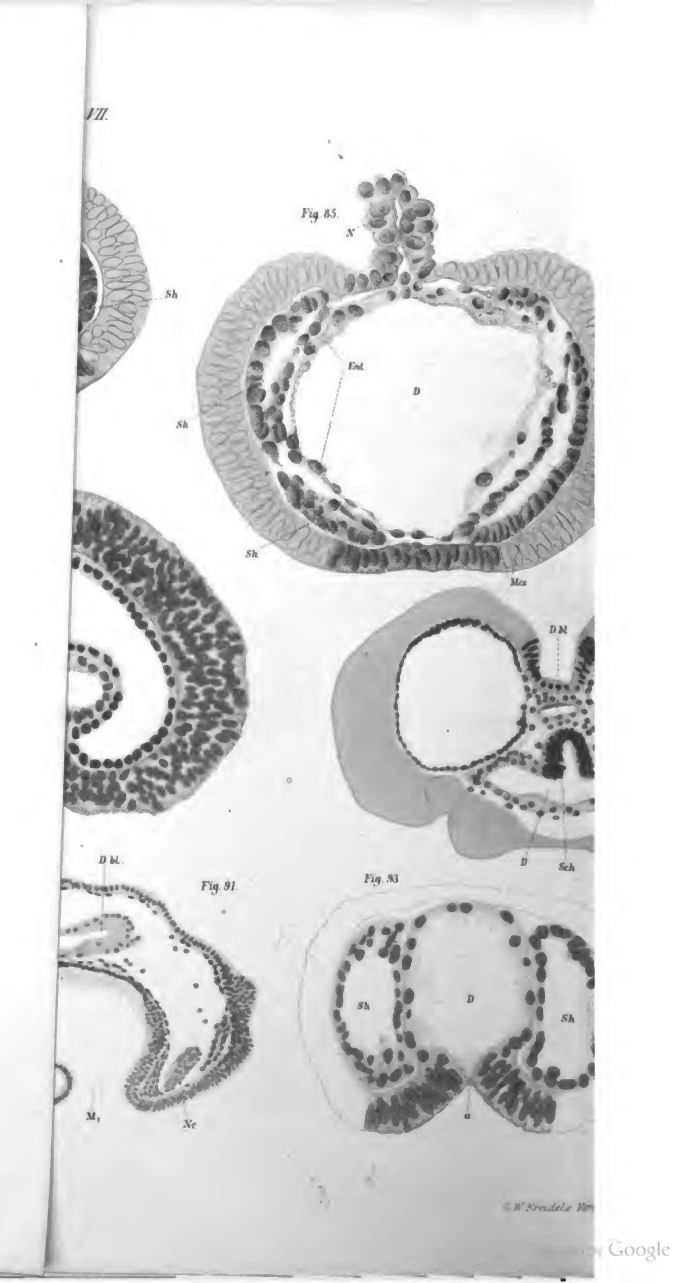
Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

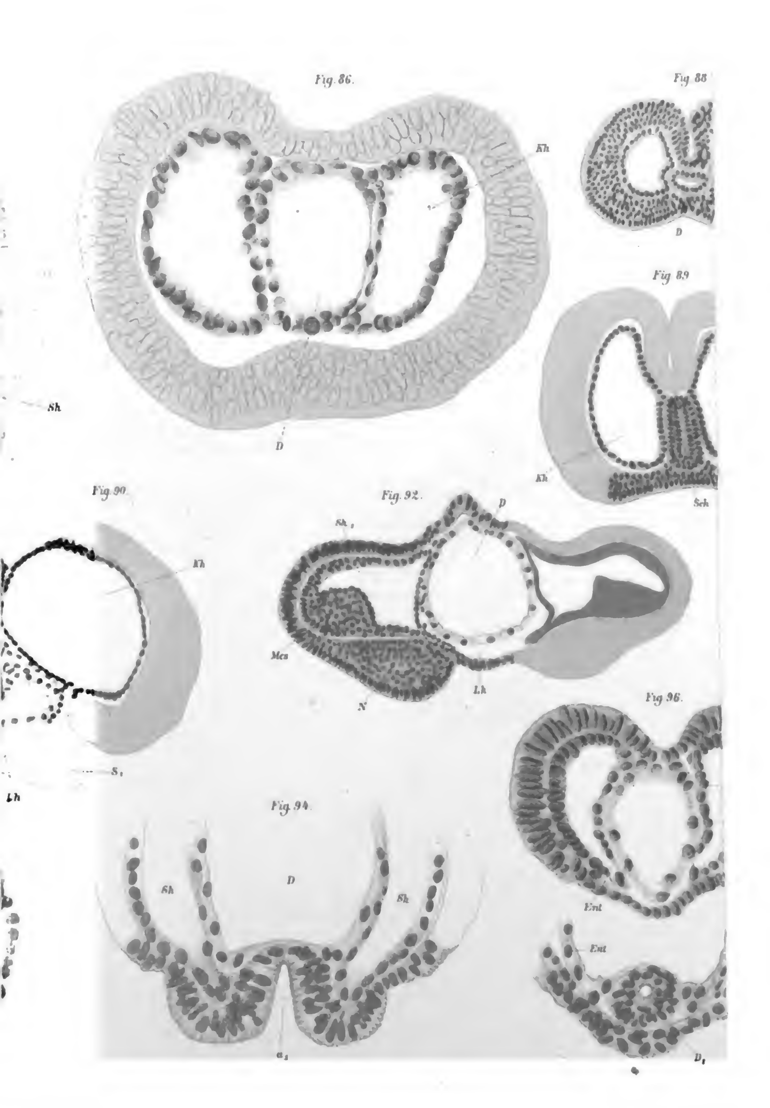

Fig. 70.
Am
Uc
E
W
D
Ent
Bz
Pz
Fig. 71.
Fig. 73
Uc
N
Am
Pa
Ent
D
Pc
E
Kh
M



Wiesbaden.

Lith. Anst. v. ... Leipzig


Fig. 85.
N
Sh
Ent
D
Sh
Sh
Ms
D.bl
D
Sch
D bl.
Fig. 91.
Fig. 93.
Sh
D
Sh
M₁
Nc
a
C.W. Kreidel's Verl


Fig. 86.
Kh
D
Fig. 88
D
Fig. 89
Kh
Sch
Sh
Fig. 90.
Kh
S₁
Lh
Fig. 92.
Sh₁
D
Mes
N
Lh
Fig. 96.
Ent
Ent
D₁
Fig. 94.
Sh
D
Sh
a₁

Taf. XI





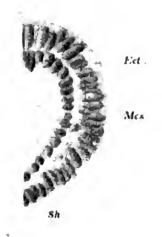
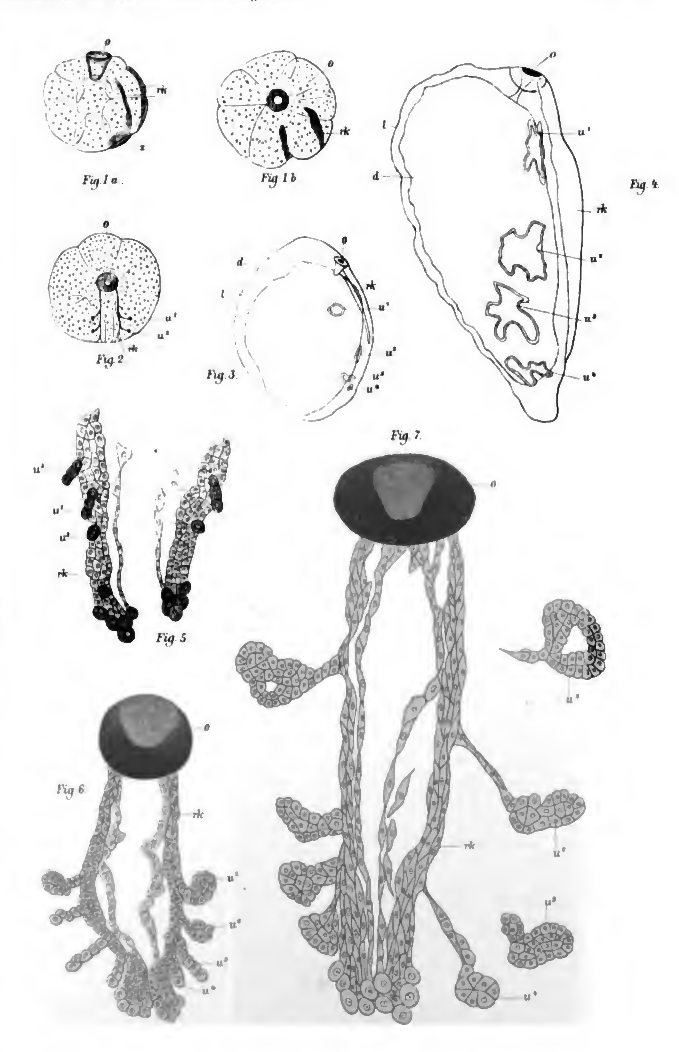




Fig. 95



J. C. Perez del.
Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig
J. F. Bergmann's Verlag in Wiesbaden



Fig. 8.

R. S. Bergh del.

C. W. Kreidel.

Fig. 9.

Fig. 11.

Fig. 12.

Fig. 10.

Fig. 13.



Lith. Anst. v. C. Kirst, Leipzig

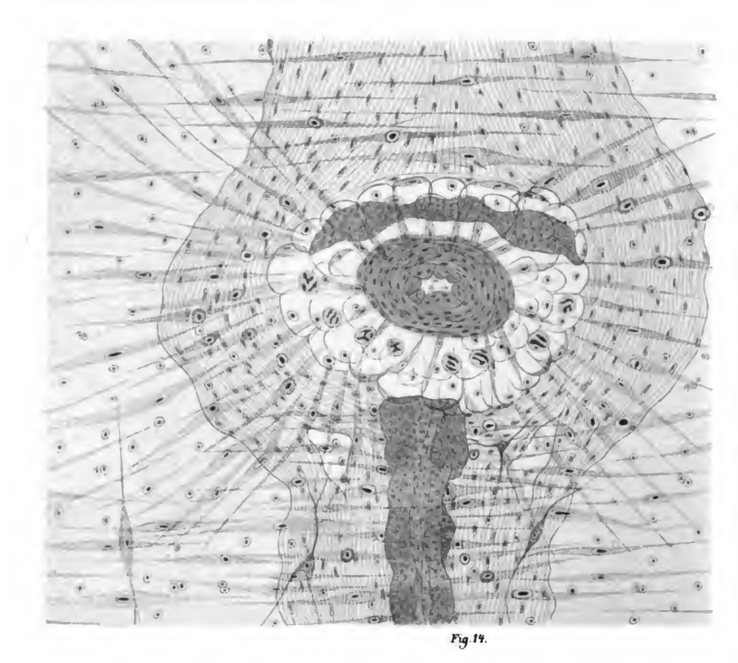


Fig. 14.

Fig. 15.

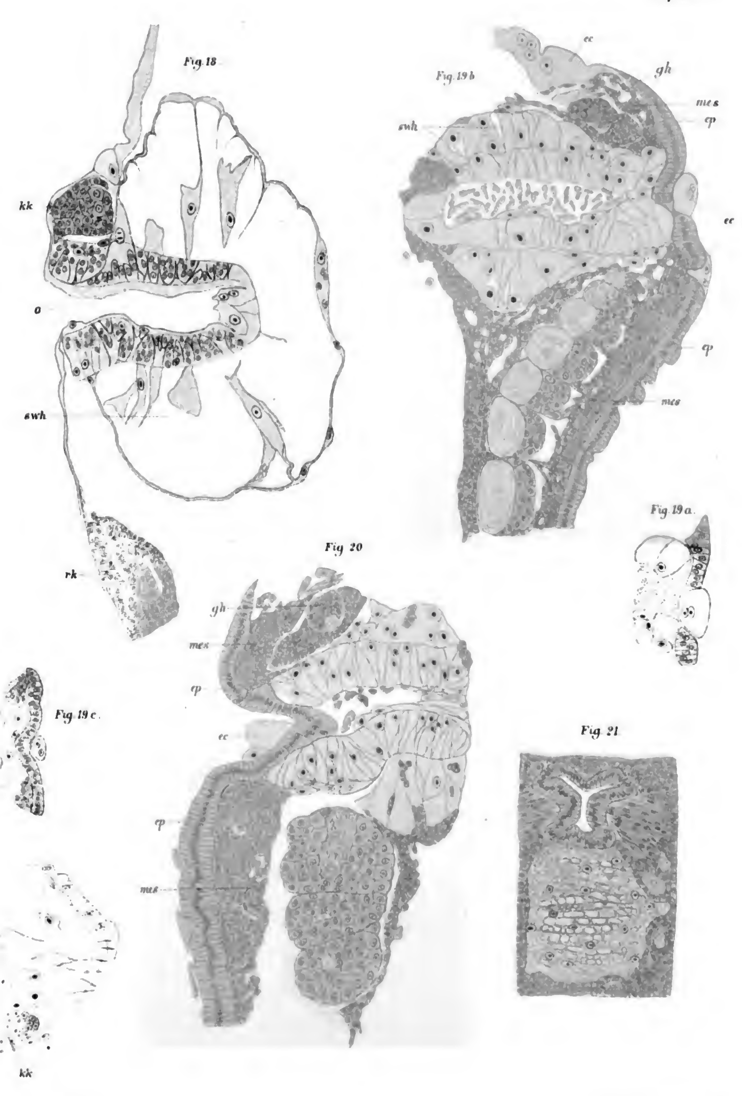
gh

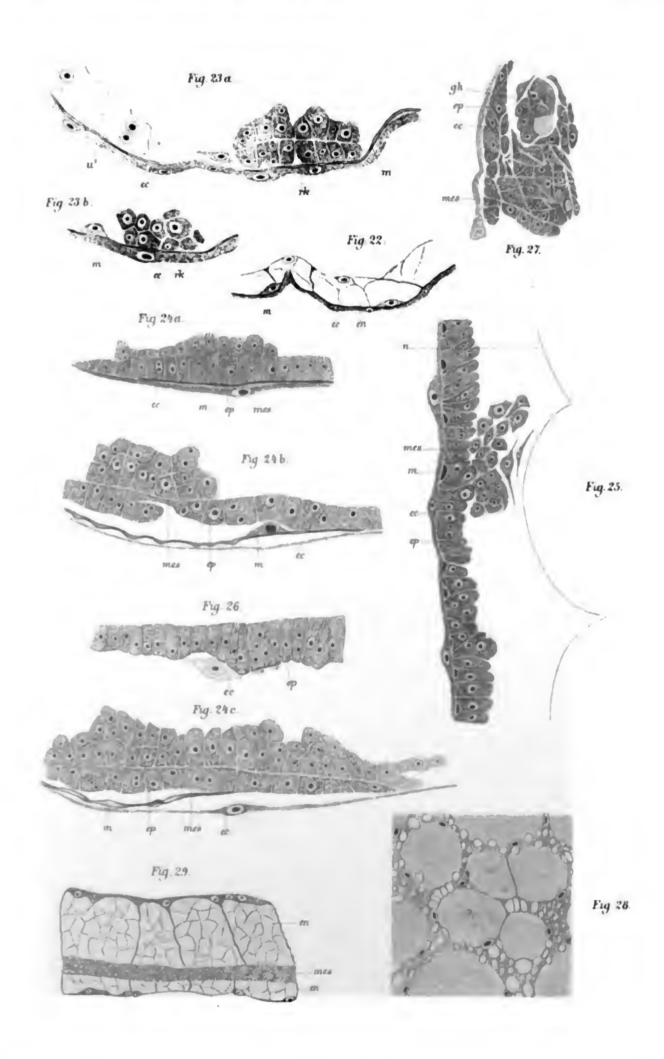
Fig. 16

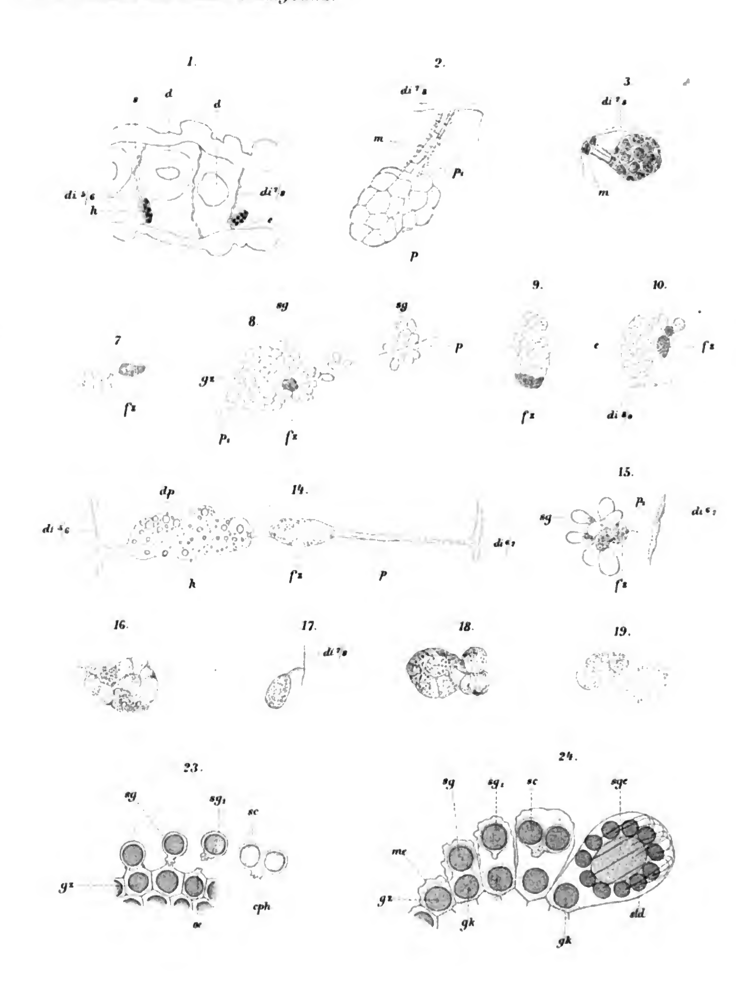
Fig. 17.

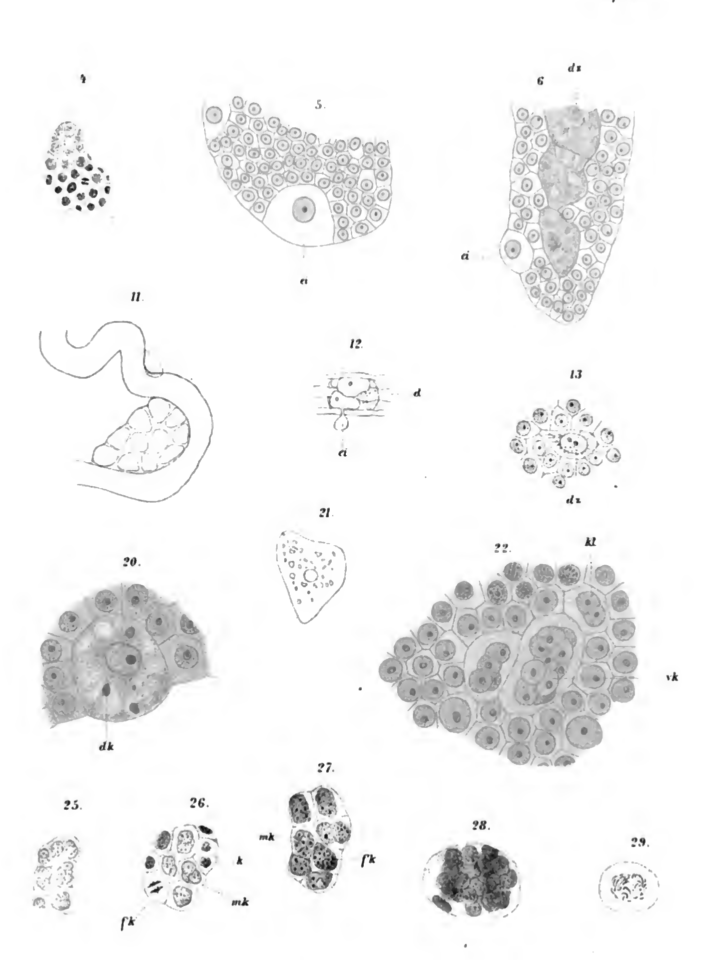
B. S. Bergh del.

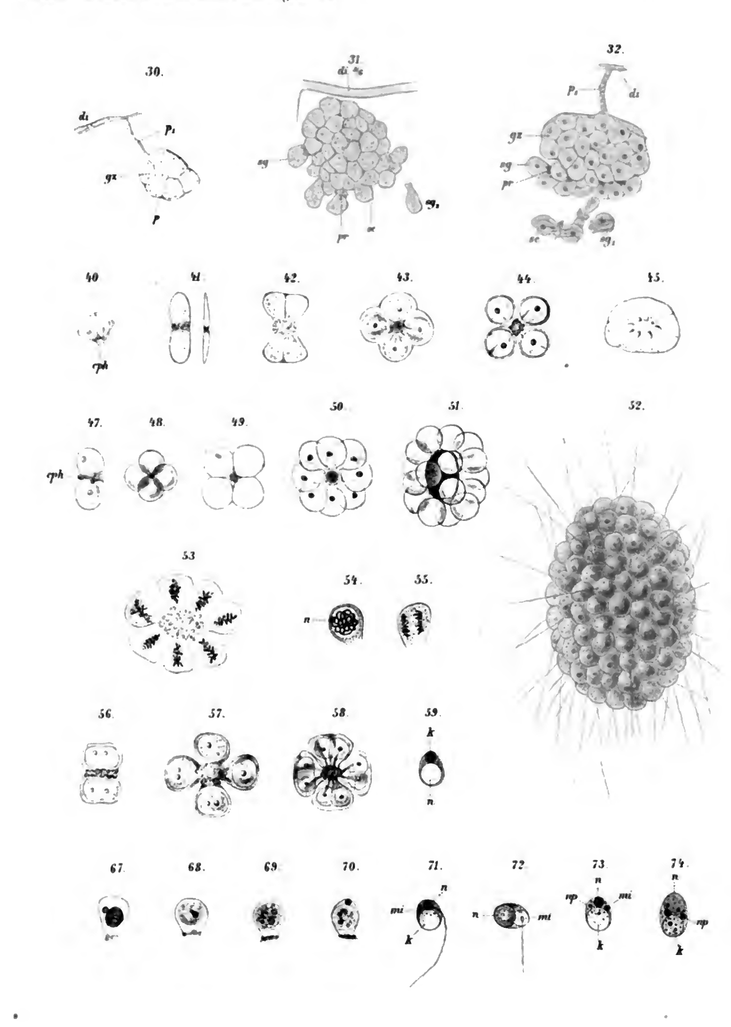
C. W. Kreidel

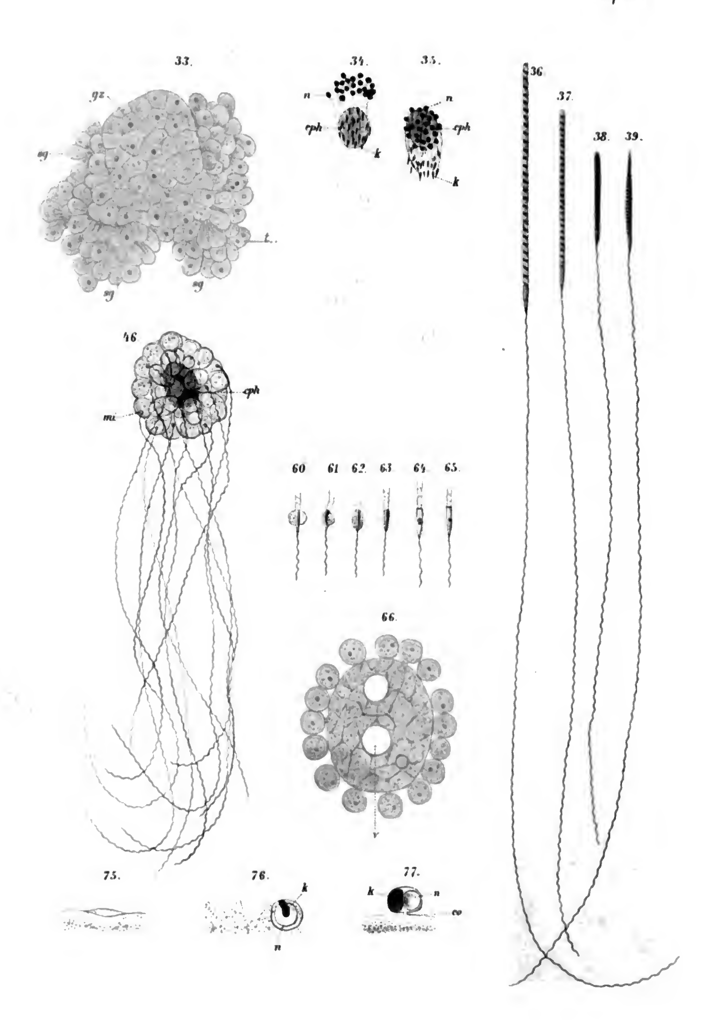

Fig. 18
kk
o
swh
rk
Fig. 19 b
ec
gh
mes
ep
swh
ec
ep
mes
Fig. 19 a.
Fig. 20
gh
mes
ep
ec
ep
mes
Fig. 19 c.
Fig. 21
kk

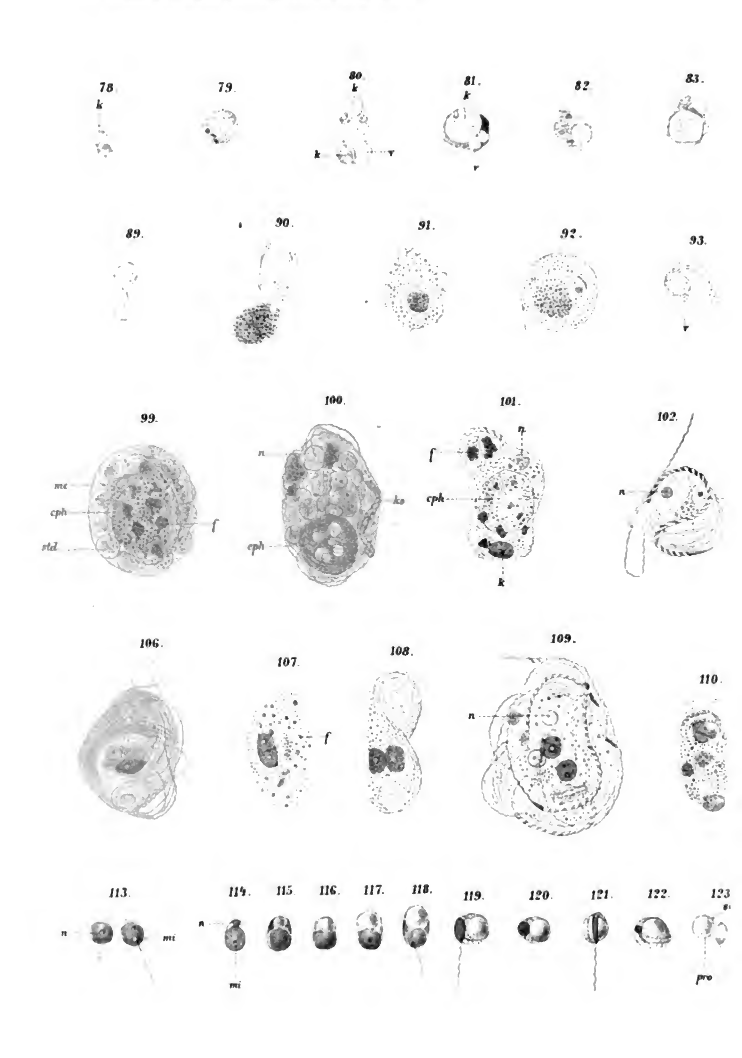

Fig. 23 a.
Fig. 23 b.
Fig. 22.
Fig. 27.
Fig. 24 a.
Fig. 24 b.
Fig. 25.
Fig. 26.
Fig. 24 c.
Fig. 29.
Fig. 28.

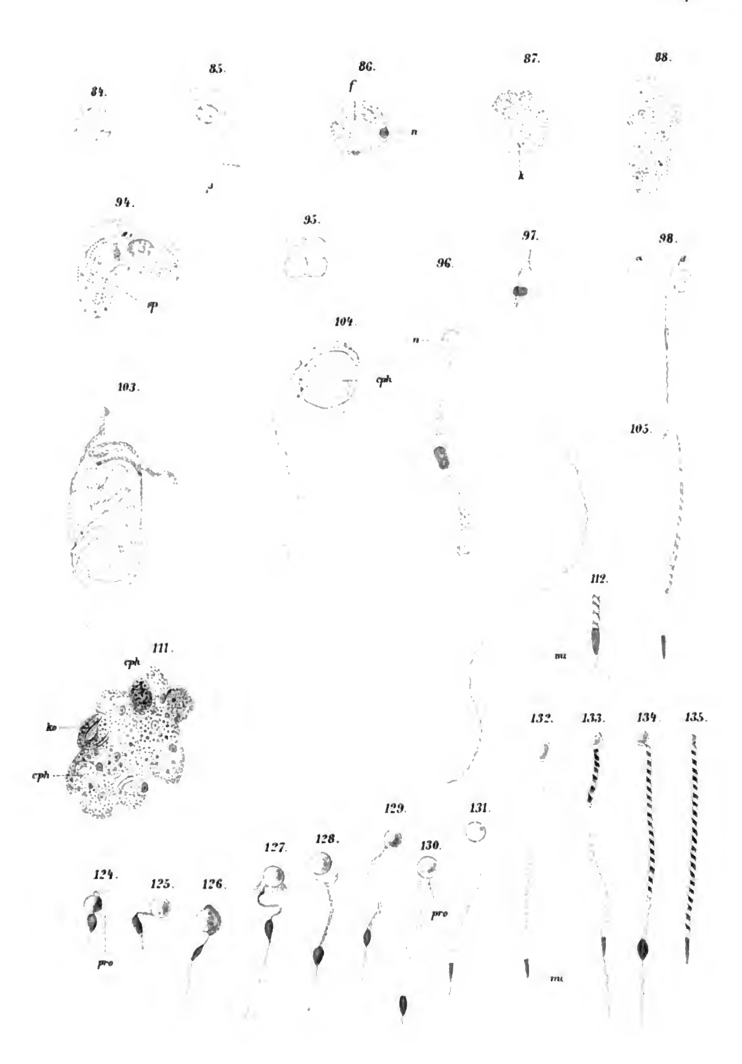

1.
d
d
di 5/6
h
di 7/8
e
2.
di 7/8
m
p₁
p
3
di 7/8
m
7
f z
8.
sg
g z
p₁
f z
sg
p
9.
f z
10.
e
f z
di 8/9
15.
dp
14.
di 5/6
h
f z
p
di 6/7
p₁
sg
di 6/7
f z
16.
17.
di 7/8
18.
19.
23.
sg
sg₁
sc
g z
cph
24.
sg
sg₁
sc
sgc
me
g z
gk
gk
sld


4
5.
6
ds
ei
ei
11.
12.
d
ei
13
ds
21.
20.
22.
kl
vk
dk
27.
25.
26.
mk
k
mk
fk
fk
28.
29.


30.
31.
32.
40
41
42.
43.
44.
45.
47.
48.
49.
50.
51.
52.
53
54.
55.
56.
57.
58.
59.
67.
68.
69.
70.
71.
72.
73.
74.
di
P₁
gz
p
sg
pr
sc
sg₁
cph
n
k
mi
np


33.
gz
sg
t
sg
sg
34.
n
cph
k
35.
n
cph
k
36
37.
38.
39.
46
cph
mi
60
61
62
63
64
65
66.
v
75.
76.
k
n
77.
k
n
co


78.
k
79.
80.
k
k
v
81.
k
v
82
83.
89.
90.
91.
92.
93.
v
99.
mc
cph
std
f
100.
n
ks
cph
101.
n
f
cph
k
102.
n
106.
107.
f
108.
109.
n
110.
113.
n
mi
114.
n
mi
115.
116.
117.
118.
119.
120.
121.
122.
123
pro


84.
85.
86.
f
n
87.
k
88.
94.
95.
96.
97.
98.
α
β
104.
n
cph
103.
105.
111.
cph
ko
cph
112.
m
132.
133.
134.
135.
124.
pro
125.
126.
127.
128.
129.
130.
pro
131.
m

ARBEITEN

AUS DEM

ZOOLOGISCH-ZOOTOMISCHEN INSTITUT

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CARL SEMPER.

SIEBENTER BAND.

ERSTES HEFT.

MIT VIER TAFELN ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1884.

ARBEITEN

AUS DEM

ZOOLOGISCH-ZOOTOMISCHEN INSTITUT

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CARL SEMPER.

SIEBENTER BAND.

ZWEITES HEFT.

MIT SIEBEN TAFELN ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1884.

ARBEITEN

AUS DEM

ZOOLOGISCH-ZOOTOMISCHEN INSTITUT

IN

WÜRZBURG.

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. CARL SEMPER.

SIEBENTER BAND.

DRITTES HEFT.

MIT SIEBEN TAFELN ABBILDUNGEN.

WIESBADEN.
C. W. KREIDEL'S VERLAG.
1885.

Date Due

~~14 Ju 58~~

